Zur Biologie, Anatomie und Eireifung der Rädertiere

Untersuchungen an Asplanchna priodonta, Euchlanis triquetra, Synchaeta pectinata und Polyarthra platyptera

(Mit 31 Figuren im Text und 1 Tafel)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde einer
Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Rudolf Lehmensick
aus Dresden

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1926

Zur Biologie, Anatomie und Eireifung der Rädertiere

Untersuchungen an Asplanchna priodonta, Euchlanis triquetra, Synchaeta pectinata und Polyarthra platyptera

(Mit 31 Figuren im Text und 1 Tafel)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde einer
Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Rudolf Lehmensick
aus Dresden

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1926

Referent: Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt

Tag der Promotion: 16. Dezember 1925

BIBLIOTHEEK RIJKS UNIV. LEIDEN

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 128, 1926

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 38
Material und Methode 41

I. Teil.

Zur Biologie von *Euchlanis triquetra* 43
A. Vorbemerkungen 43
B. Die amiktischen Eier 44
a) Dauer des Wachstums 45
b) Entwicklungsdauer des Embryo 47
C. Die miktischen Eier 48
1. Die Männcheneier 48
a) Dauer des Wachstums 48
2. Die Dauereier 49
a) Dauer des Wachstums 50
b) Zeitpunkt der Begattung 51
c) Dauer der Entwicklung zum Embryo 52
D. Geselligkeit 53
E. Das Wachstum 54
F. Lebensdauer und Alterserscheinungen 59
1. Lebensdauer 59
2. Alterserscheinungen 62
3. Fruchtbarkeit 64
G. Der Einfluß des Hungers 65
H. Zusammenfassung 66

II. Teil.

Ernährung und Reifung des Rädertiereies 67
A. Zum Bau des Geschlechtsorganes 67
1. Der Dotterstock 67

2. Der Keimstock 70
B. Die Ernährung des Rädertiereies 72
1. Vorbemerkungen 72
2. Die Verbindung zwischen Dotterstock und Ei 74
C. Die Eireifung 80
1. Die Struktur des Eies 80
2. Der heutige Stand der Eireifungsfrage 80
3. Die Reifungsprozesse im amiktischen Ei 83
D. Zusammenfassung 93

III. Teil.

Verdauungstractus und Excretionssystem von *Synchaeta pectinata* . . . 94
A. Der Verdauungskanal 94
1. Morphologie 94
2. Histologie 98
B. Das Excretionssystem 106
1. Der Bau 106
2. Die Funktion 106
C. Zusammenfassung 108
Literaturverzeichnis 109
Figurenerklärung 113

Einleitung.

Die Rädertiere sind in letzter Zeit in bezug auf die verschiedensten Fragen der Biologie, Anatomie und Cytologie Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Ein besonderes Interesse haben vor allem die Fortpflanzungsverhältnisse dieser Tiergruppe erweckt.

Die Ergebnisse der früheren Autoren, besonders in biologischer Hinsicht, hat Lange (1913—14) in einem kritischen Sammelreferat behandelt. Er faßt den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse in folgende zwei Thesen zusammen:

1. »Bei den heterogenen Rädertierarten gibt es zwei verschiedene Kategorien von Weibchen, solche, die parthenogenetisch wieder ♀ erzeugen, und solche, die parthogenetisch ♂ erzeugen (Weibchen-Weibchen oder ♀♀ und Männchen-Weibchen oder ♂♀).

2. Nur die ♂♀ können mit Erfolg befruchtet werden, die befruchteten Männcheneier werden zu Dauereiern.« (S. 270.)

Über die Veränderungen im Ei und dessen Kern war bisher wenig bekannt. Die früheren Autoren behandelten fast nur die Frage über die Zahl der abgeschnürten Richtungskörper und die unmittelbar damit im Zusammenhang stehenden Prozesse. Es soll hier vor allem auf die Arbeiten von Zacharias (1885) an *Rotifer vulgaris*, Jennings (1896/97)

an *Asplanchna Herrickii*, v. Erlanger und Lauterborn (1897) an *Asplanchna priodonta*, Mrázek (1897) an *Asplanchna Herrickii*, Lenssen (1898) und Whitney (1909) an *Hydatina senta* hingewiesen werden.

Arbeiten, die die Reifungsprozesse im Eikern vor der Ausbildung der Richtungsspindeln eingehend behandeln, sind erst ganz neuen Datums, und zwar waren es 1924 Storch an *Asplanchna priodonta* und Tauson an *Asplanchna intermedia*, und 1925 Marinelli an *Brachionus pala* und Nachtwey an *Asplanchna priodonta*, die unter besonderer Berücksichtigung der Chromatinreifung ihre Untersuchungen angestellt haben.

Aus diesen Arbeiten sind vor allen zwei Ergebnisse hervorzuheben. Zunächst gelang es Storch, cytologische Unterschiede am Ovar der beiden Weibchensorten festzustellen. Er fand, daß die Ovocytenkerne der obligatorisch parthenogenetischen Weibchen (♀♀) Ruhekerne sind, sich also in einem für Kerne von Fortpflanzungszellen ganz atypischen Zustand befinden. Die Kerne in den Ovocyten der fakultativ parthenogenetischen Weibchen (♂♀) hingegen weisen nach ihm das für Geschlechtskerne typische Spiremstadium auf. Durch den Besitz derart verschieden strukturierter Kerne erhält das Ovar jeder der beiden Weibchenarten ein wohl unterscheidbares Gepräge.

Aus der Erwägung heraus, daß die bisher als ♂♀ bezeichneten Weibchen nach erfolgreicher Begattung Dauereier produzieren, aus denen bekanntermaßen stets Weibchen schlüpfen, hält Storch die bisherige Bezeichnung für unangebracht. Seine Untersuchungen haben, wie schon erwähnt, ergeben, daß der eigentliche Unterschied im Geschlechtsorgan selbst liegt. Wie aus den zwei Thesen Langes hervorgeht, sind die mit Ruhekernen versehenen Eier der ♀♀ nicht befruchtungsfähig, während die der ♂♀ eine Befruchtung erfahren können. Daher schlägt Storch für die ersteren die Bezeichnung »amiktische« Weibchen vor, womit ausgedrückt sein soll, daß Amphimixis bei ihnen nicht eintreten kann; diesen stellt er die ♂♀ als »miktische« Weibchen gegenüber, weil ihre Eier befruchtungsfähig sind. Die von Storch vorgeschlagenen neuen Bezeichnungen wurden in diesen Ausführungen übernommen.

Die Befunde Storchs über den cytologischen Unterschied der Ovarien der beiden Weibchensorten wurden von Marinelli (1925) an *Brachionus pala* und Nachtwey an *Asplanchna priodonta* bestätigt.

Ein weiteres Ergebnis war die Feststellung, daß die Reifungsprozesse bei den Eisorten der beiden Weibchenarten typisch voneinander verschieden sind. Sie zeigen eine Abweichung im Verlauf der für

Geschlechtskerne charakteristischen inneren Umwandlungsprozesse, der sogenannten Chromatinreifung. Alle vier Autoren stellen übereinstimmend fest, daß bei den amiktischen Weibchen sich eine Annäherung der Geschlechtskerne in diesem Verhalten an die Kerne somatischer Zellen zeigt. In den Einzelheiten allerdings weichen ihre Angaben in einigen Punkten voneinander ab.

So berichtet Tauson (1924, S. 74) von einer zwar untypischen, aber ziemlich ausgedehnten Prophase der Kerne amiktischer Eier, während Storch (1924) gerade die außerordentlich kurze Dauer dieser Prozesse als das für sie typische hinstellt. Dieser Ansicht schließen sich auch Marinelli und Nachtwey an. Storch hat aber leider fast nur an Totalpräparaten gearbeitet. Dadurch war es ihm zwar möglich, lückenlose Reihen der Eientwicklung der miktischen und amiktischen Eier aufzustellen. In bezug auf die feineren Strukturverhältnisse der Kerne sind jedoch naturgemäß seine Befunde unsicher und unvollkommen. Aber gerade auf diesem Gebiete liegt die Differenz zwischen ihm und Tauson. Eine Nachuntersuchung der Verhältnisse bei *Asplanchna priodonta* auf Schnitten schien daher von besonderem Interesse zu sein. Die nach Abschluß dieser Abhandlung erschienenen Ausführungen von Nachtwey (1925) behandeln in erster Linie die Embryonalentwicklung von *Asplanchna priodonta*. Seine Feststellungen konnten noch berücksichtigt werden.

Die im folgenden mitgeteilten Untersuchungen wurden in der Absicht angestellt, sowohl zur Biologie als auch zu der kurz skizzierten Differenz cytologischer Art einen Beitrag zu liefern.

Die Untersuchungen begannen im Mai 1924 an *Euchlanis triquetra*. Das Tier wurde in Zucht genommen, und es stellte sich bald heraus, daß es sich nach der im nächsten Kapitel geschilderten Methode sehr gut züchten läßt. Es ergab sich von selbst, daß auch andre als rein fortpflanzungsbiologische Fragen in den Kreis der Betrachtungen gezogen wurden; ja es wurde sogar der Versuch gemacht, ein möglichst geschlossenes Bild von der Biologie dieses Tieres unter nahezu natürlichen Bedingungen aufzuzeichnen.

Das im Laufe dieser Zeit gesammelte und zur feineren Untersuchung vorbereitete Material erwies sich aber als zu wenig umfangreich, um ein genaueres vergleichendes Bild von den im Eikern verlaufenden Prozessen bei der Reifung der verschiedenen Eisorten zu erhalten. Vor allen Dingen fehlten Stadien der miktischen Generation. Weiteres Material war nicht zu beschaffen, da *Euchlanis triquetra* inzwischen aus dem Plancton verschwunden war.

Die cytologischen Untersuchungen wurden daher an *Synchaeta pectinata* neu aufgenommen, als diese im Januar 1925 in großen Mengen im Plancton auftrat. Leider stellte sich bald heraus, daß die Kerne der amiktischen Eier, auf deren Verhalten es uns nunmehr besonders ankam, völlig abweichende Verhältnisse besaßen. Ohne einen Vergleich mit anderen Rädertieren, die klarere Verhältnisse in dieser Hinsicht aufwiesen, ließ sich mit den Befunden an *Synchaeta pectinata* nichts anfangen. Da ein solches Objekt in genügender Menge vorderhand nicht vorlag, wurde das vorhandene Schnittmaterial zunächst ausgewertet, um die Verhältnisse des Darmkanals dieses Tieres und die interessante Beziehung der Excretionsgefäße zu diesem Organsystem zu bearbeiten.

Inzwischen wurden die Nachforschungen nach einem günstigen Vergleichsobjekt für die Eireifung fortgesetzt. Nach den Ergebnissen von Tauson (1924) und Storch (1924) zu urteilen, war hierfür eine *Asplanchna*-Art wahrscheinlich am geeignetsten. Mitte 1925 fand ich in einem Lahn-Altwasser südlich von Marburg *Asplanchna priodonta* in großen Mengen. So nahm ich bei diesem Tier die cytologischen Untersuchungen an den Eizellen wieder auf. Die Befunde wiesen in der Tat die erwünschte und erwartete Klarheit auf, so daß die Untersuchungsergebnisse an *Euchlanis triquetra* und *Synchaeta pectinata* mit Vorteil damit verglichen werden konnten und in vieler Hinsicht nun erst ihre eigentliche Erklärung fanden.

Material und Methode.

Das Material zu den Untersuchungen stammt aus Wasserbecken der Umgebung von Marburg.

Euchlanis triquetra trat im Juni 1924 in größeren Mengen in Aquarien auf, deren Wasser einem toten Arm der Ohm entnommen war. Es wurde versucht, mit einem Planctonwurfnetz weiteres Material zu sammeln. Da aber dieses Rädertier vorwiegend zwischen Wasserpflanzen und besonders gern in Algenwatten lebt, hatte das Verfahren wenig Erfolg. Später fand ich sie in einem kleinen Wassergraben, dem sogenannten Afföller, in größeren Mengen. Das meiste Material entstammt dem Teich des hiesigen botanischen Gartens. Hier trat das Tier zeitweise im offenen Wasser auf, so daß es mit dem Planctonnetz gefangen werden konnte. Im Winter verschwand es ganz aus dem Plancton.

Im Januar 1925 trat *Synchaeta pectinata* fast monoton neben *Polyarthra platyptera* auf. Die Hauptmenge des Materials stammt aus dem oben erwähnten Ohmarm. Das Sammeln geschah hier ausschließlich mittels des Planctonnetzes. Leider war das Tier zu dieser Zeit nicht im Geschlechtszustande, so daß fast nur pathenogenetische Weibchen gefangen wurden. Ein andrer Teil des Materials entstammt dem Teich des botanischen Gartens.

Im Sommer desselben Jahres gelang es mir, in einem toten Arm der Lahn *Asplanchna priodonta* in großen Mengen zu finden. Später fand sich dieses Tier auch im Graben des botanischen Gartens. An beiden Stellen wurde mit der oben angegebenen Methode reichlich Material gesammelt.

Als bestes Konservierungsmittel erwies sich für Schnittmaterial Flemmingsches Gemisch, das ich möglichst kurze Zeit einwirken ließ, um eine zu starke Bräunung der Objekte zu vermeiden. Über eine Dauer von 15—20 Minuten bin ich nur dann hinausgegangen, wenn ich gleich an der Fundstelle konservierte und die Weiterbehandlung erst im Institut vorgenommen werden konnte.

Wendet man das Gemisch in heißem Zustand an, so ist für die meisten Fälle eine Betäubung der Objekte vor der Konservierung unnötig, denn ein großer Prozentsatz so behandelter Tiere bleibt auch ohne Vorbehandlung ausgestreckt. Man ist bei diesem Konservierungsmittel freilich mit der Färbung fast nur auf Eisenhämatoxilin nach Heidenhain angewiesen, da andere Färbemittel in der Regel nur ungenügend angreifen. Diese Färbung ist aber derart klar und für Chromosomenuntersuchungen geeignet, daß eine Beschränkung auf sie keinen Nachteil bedeutet.

Sollten Färbungen mit anderen Mitteln vorgenommen werden, wie es vor allem bei den histologischen Untersuchungen an *Synchaeta pectinata* der Fall war, wo nach Mallory gefärbt werden mußte, wurde mit Zenkerschem Gemisch oder Sublimat-Alkohol-Eisessig konserviert. Auch zur Anfertigung gefärbter Totalpräparate wurden diese Konservierungsmittel stets gewählt.

Wenn es besonders darauf ankam, möglichst gut ausgestreckte Tiere zu erhalten, wurden häufig Betäubungsmittel angewendet. Cocain, dem Kulturwasser zugesetzt, ergab im allgemeinen gute Resultate. Allerdings kann der auftretende Niederschlag bei der nachfolgenden Konservierung mit einem Sublimatgemisch häufig recht störend wirken. Auch macht sich die macerierende Nebenwirkung des Cocains sehr unangenehm bemerkbar, vor allem, wenn man die Betäubung zu weit treibt.

Sehr gute Resultate ergab die neuerdings von Martini (1925) mitgeteilte Betäubung mit CO_2, welches ich mir mittels eines Kippschen Apparates herstellte. Diese Betäubung geht ziemlich rasch vorüber. Man darf daher nicht zu lange mit der anschließenden Konservierung warten. Auch die Weiterbehandlung nach den von Martini mitgeteilten Methoden erwies sich als sehr gut. Die Celloidin-Becher-Methode wurde der Umständlichkeit dieses Verfahrens halber nicht ausprobiert.

Alle diese Methoden bieten aber nur dann wirklich einen Vorteil, wenn einem bloß verhältnismäßig wenig Material zur Verfügung steht, oder wenn es darauf ankommt, einzelne wertvolle Objekte mit Sicherheit zu brauchbaren Präparaten verarbeiten zu können, wie Martini für seine Methoden ausdrücklich bemerkt. Hat man hingegen reichlich Tiere und kommt es somit auf einige Exemplare Verlust nicht an, dann bedeuten die hier mitgeteilten Verfahren nur einen unnötigen Zeitverlust.

In solchen Fällen verfuhr ich in der Weise, daß ich das konservierte Material in Reagenzröhren sich absetzen ließ und die überstehende Flüssigkeit jeweils abpipettierte, worauf die nächstfolgende zugesetzt wurde. Diese neuerdings von Martini (1925, S. 43) wieder als unzulänglich bezeichnete Methode hat sich

in den erwähnten Fällen bei der Bearbeitung reichlichen Materials sehr gut bewährt und hat sich der großen Zeitersparnis halber sogar als die beste erwiesen. Allerdings geht dabei einiges Material beim Wechseln der Flüssigkeiten verloren. Die Verluste betragen aber meist nur wenige Prozente. Sinken die Tiere im Xylol oder Chloroform nicht unter, so ist die von Storch (1924, S. 324) mitgeteilte Ätherbeimischung sehr empfehlenswert.

Bei *Asplanchna priodonta* wurde ein großer Teil des Materials mit Carnoy 1 : 3 zu Totalpräparaten verarbeitet, wie es Storch (S. 323) angibt. Die so hergestellten Präparate erwiesen sich als ganz ausgezeichnet brauchbar, und es kann die Methode für Untersuchungen an durchsichtigen Rotatorien nur empfohlen werden.

I. Teil.

Biologie von Euchlanis triquetra.

A. Vorbemerkungen.

Seit dem Erscheinen von Langes (1919) Sammelreferat und der Aufstellung der zwei in der Einleitung (S. 38) zitierten Thesen herrscht über die Fortpflanzungsverhältnisse der Rädertiere eine erfreuliche Klarheit. Allerdings gibt es manche Beobachtungen, die von älteren Autoren mitgeteilt werden, welche gegen eine seiner Thesen sprechen. Es ist hier vor allem der von Mrázek (1897) mitgeteilte Befund zu nennen. Dieser Autor führt (S. 2) an, daß er bei *Asplanchna Herrickii* Weibchen mit weiblicher und männlicher Brut und Dauereiern gleichzeitig im Innern eines Tieres beobachtet habe. Lange (S. 271) führt aber den Wahrscheinlichkeitsbeweis, daß es sich um einen Irrtum handeln muß. Er setzt sich an gleicher Stelle auch mit andern Autoren auseinander, die seinen Thesen widersprechende Beobachtungen gemacht haben und weist nach, daß keine deren Gültigkeit wirklich gefährdet.

Während also über die Fortpflanzungsverhältnisse der heterogonen Rädertiere eine weitgehende Klarheit herrscht, sind andre Fragen ihrer Biologie bisher noch sehr wenig erforscht. Erst in den letzten Jahren sind experimentelle Arbeiten über Lebensdauer, Altern, Fruchtbarkeit und ähnliche biologische Probleme erschienen. In der vorliegenden Abhandlung, die sich vorwiegend mit derartigen Fragen aus der Biologie der Rädertiere befaßt, sind die Ergebnisse der früheren Autoren in jedem Kapitel für sich diskutiert.

Zur Ermittelung der Lebensdauer wurden Tiere in Einzelkulturen in feuchten Kammern unter möglichst natürlichen Bedingungen gehalten. Die Tiere wurden täglich kontrolliert, die abgelegten Eier entfernt. Die schwierigste Frage bei derartigen Untersuchungen ist immer die der richtigen Ernährung. Nach vielen vergeblichen Versuchen hatte ich guten Erfolg mit dem Wandbelag eines Aquariums, welcher aus Chlorokokken, Diatomeen und Fadenalgen sich zusammensetzte. Bei diesem Futter gediehen die Tiere gut, zeigten eine lebhafte

Vermehrung und starben schließlich meist mit allen Anzeichen von Alterserscheinungen. Dieses Futter wurde daher für alle Versuche verwendet.

Zur Ermittelung des Wachstums wurde eine große Anzahl von in Zuchtschälchen geschlüpften Tieren täglich gemessen. Zu diesem Zwecke wurden sie jedesmal in einem hängenden Tropfen so eingeengt, daß sie sich nur wenig bewegen konnten. Die Messungen geschahen mit einem Okularmikrometer von Leitz, mit Okular 2 und Objektiv 5. Die Ergebnisse wurden später in μ umgerechnet.

Feinere Untersuchungen am lebenden Tier mit stärkeren Systemen wurden in gleicher Weise am hängenden Tropfen ausgeführt. Das Isolieren der Tiere aus größeren Fängen und das Überwachen von Massenkulturen geschah mit Leitz-Lupen bei zehnfacher Vergrößerung. Im Verlauf der Untersuchungen traten sowohl amiktische als miktische Weibchen auf. Auch Männchen- und Dauereier wurden in großer Zahl beobachtet.

Bevor ich nunmehr zur Darstellung der Versuchsergebnisse komme, muß ich noch ein Wort über das Tier selbst einfügen. Dieses ist nämlich leider nach Brauers Süßwasserfauna (1912) nicht einwandfrei bestimmbar.

Es trägt einen Panzer von der Form einer Buchecker. Der Rücken ist also gekielt. Die Bauchplatte ist durch zwei Seitenfalten ein wenig abgehoben. Der Uncus besitzt fünf Zähne. Der Querschnitt und auch die übrige Diagnose stimmen genau auf *Euchlanis triquetra*, von der Hudson (1872) ein sehr eingehende Beschreibung liefert.

Nur die Größe differiert recht erheblich von den Angaben andrer Autoren. Das größte meiner Tiere besaß eine Länge von 442 μ in völlig ausgestrecktem Zustand, die Zehen mit eingerechnet. Sachse gibt eine Länge von 450—530 μ an (Brauer 1912, S. 168). Diese Angabe stimmt ungefähr mit der von Hudson-Gosse (1886) überein, die bis zu $^1/_{45}$ inch. (= etwa 560 μ) angeben. Es ergibt sich somit eine Differenz von etwa 100—120 μ.

Die Rädertiere scheinen in ihrer Größe sehr variabel zu sein. So hat z. B. Cori (1925) für *Apsilus vorax* eine maximale Länge von 627 μ und eine Breite von 530 μ gemessen, während Gast (1900) für dasselbe Tier 800 μ Länge und 400 μ Breite ermittelt hat. Ich glaube daher, diesem von mir festgestellten Größenunterschied keine besondere Bedeutung beimessen zu müssen und halte trotz dieser Differenz das Tier für *Euchlanis triquetra*.

B. Die amiktischen Eier.

Die amiktischen Eier von *Euchlanis triquetra* haben eine recht konstante Größe. Ihre Gestalt ist oval. Der Längsdurchmesser beträgt 135 μ bei einer Breite von 85 μ. Sie sind von einer Gallerthülle umgeben,

die etwa die Form eines Hutes mit breiter Krempe besitzt, in dessen Kopfteil das Ei hängt (Fig. 1 a). Die Krempe des Hutes breitet sich auf der Unterlage aus und befestigt das Ei an ihr. Fig. 1 b zeigt das Ei von oben betrachtet.

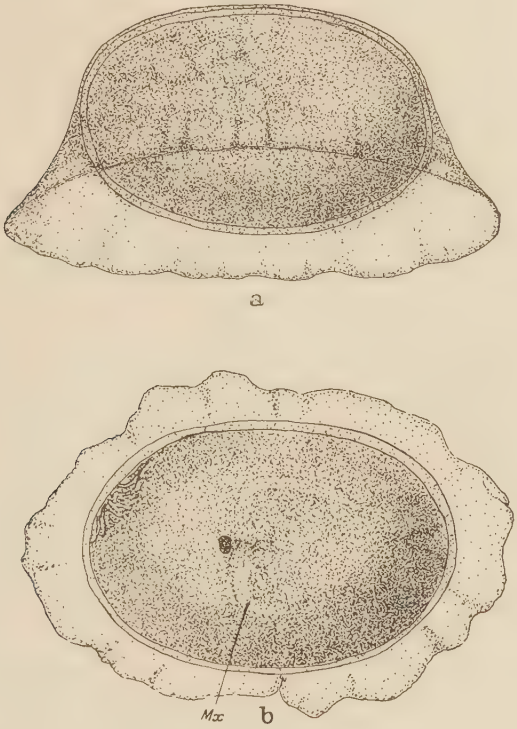


Fig. 1. Amiktische Eier von *Euchlanis triquetra* nach dem Leben (Ok. 4, Obj. 5 Leitz, verkl. 3/4). a) Ansicht schräg von der Seite; b) Ansicht von oben (20 Stunden nach der Ablage, Embryo fertig).

a) Dauer des Wachstums.

Das Wachstum eines solchen Eies dauert je nach dem Ernährungszustand der Mutter verschieden lang. Im allgemeinen ist es in 12 Stunden zur Ablage fertig. Bei dieser Wachstumsgeschwindigkeit werden im allgemeinen in 1—1 1/2 Tagen 2 Eier abgelegt. Gegen Ende des Lebens wird gewöhnlich die Eiablage etwas zögernder. Die Tiere c_4 (y) und c_4 (z), Tab. I zeigten dies besonders deutlich.

Die gleichen Verhältnisse weisen auch die in Tab. V aufgezeichneten Tiere auf. Dort zeigt A_8 allerdings eine auffällige Abweichung nach oben (9., 10. Tag, während K_2 und K_5 (12.—17. Tag) eine Abweichung im entgegengesetzten Sinne aufweisen.

Die Verzögerung der Eiablage bei K_2 und K_5 führe ich mit Bestimmtheit auf Schwankungen im Futter zurück; denn es wird gezeigt werden, daß Nahrungsmangel die Eiproduktion sofort hemmt. Schwer dagegen

Tabelle I.

Tier	Tag 1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.
$c_4(y)$	♀	—	1	1	3	2	2	1	2	2	1	—	1	—	1	†	
$c_4(z)$	♀	—	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	—	1	†
C	♀	—	—	2	3	3	4	3	2	3	†						

In der linken senkrechten Reihe stehen die Bezeichnungen der Versuchstiere. ♀ bezeichnet den Tag der Geburt, † den Tag des Todes. Die Ziffern in den Spalten geben die Zahl der am betreffenden Tage vorgefundenen Eier an.

ist die Abweichung nach oben zu erklären, wie A_8 sie zeigt. Ein noch extremerer Fall in gleicher Richtung ist in Tab. I (C) aufgezeichnet.

Dieser Fall steht allerdings einzig da. Auch die Nachkommen dieser Tiere, die ich bis in die dritte Generation verfolgte, zeigten nie solche Tendenzen. So ist c_4 (Tab. V) ein direkter Nachkomme. Von diesem stammen c_4 (x), Tab. V, und c_4 (y) und c_4 (z), Tab. I. Ein Abkömmling im dritten Glied ist A_6 (Tab. V).

Das heranwachsende Ei entzieht dem Dotterstock Nährmaterial. Auf welchem Wege, wird im zweiten Teil dieser Abhandlung erläutert

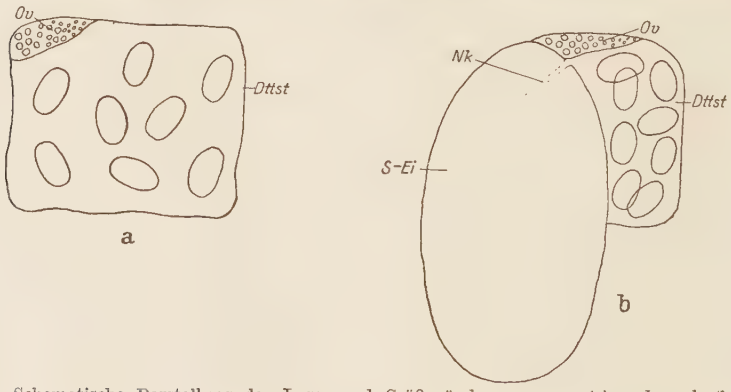


Fig. 2. Schematische Darstellung der Lage- und Größenänderungen vor (a) und nach (b) der Ausbildung eines Eies.

werden. Es wächst in kurzer Zeit zu einer gewaltigen Größe heran und drängt dabei den Dotterstock entweder auf die Seite (Fig. 2 a und b) oder dellt ihn ein.

An dem fertigen Ei kann man die Hülle als dunklen Saum schon im Körper erkennen.

Die Ablage des Eies geschieht durch die Afteröffnung, da bei *Euchlanis*, wie bei vielen Rädertieren, der Uterus in den Enddarm mündet.

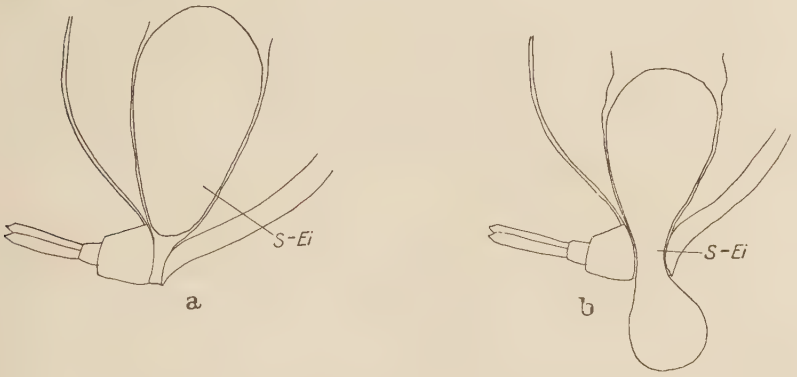


Fig. 3. Schematische Darstellung des Vorgangs der Eiablage.

Das Ei wird dabei sehr stark deformiert. Es fließt förmlich heraus (Fig. 3a und b). Sobald es mit dem Wasser in Berührung kommt, beginnt die Hülle zu quellen und erhält dabei die oben beschriebene Form.

b) Entwicklungsdauer des Embryo.

Die Embryonalentwicklung dauert 20—36 Stunden, und zwar geht sie in der Weise vor sich, wie Weise (1862/65) dies für *Euchlanis dilatata* beschreibt. Nach seinen Angaben ist die Dauer dieser Vorgänge viel länger als nach meinen Beobachtungen. Bei ihm schlüpft das Ei in der 65. Stunde. In meinen Aufzeichnungen ist nur ein Fall, der dieser Zeit vergleichbar wäre. Es schlüpfte nämlich das Tier A_6 (Tab. V) aus dem am 26. 8. gelegten Ei erst am 29. 8. aus. Diese lange Entwicklungsdauer halte ich für unnormal und somit auch die meisten Angaben von Weise (1862, 1865). Die angegebene Zeitdauer in der neueren Literatur über diesen Punkt ist bedeutend kürzer [z. B. Maupas (1890) für *Hydatina senta* 12—17 Stunden (S. 310)].

Das völlig fertige Tier kann oft stundenlang im Ei Befreiungsversuche machen, ehe es ihm gelingt, die Eihüllen zu sprengen. Diese bauchen sich kurz vor dem Schlüpfen an einem Pole auf, so daß das Ei eine birnförmige Gestalt erhält. Eine gleiche Beobachtung berichtet Noyes (1922) für *Proales decipiens* (S. 229).

C. Die miktischen Eier.

1. Die Männcheneier.

Die Eier, aus denen Männchen hervorgehen, sind im allgemeinen kleiner als die weiblichen Subitaneier (etwa 120 : 70 μ). Ihre Größe schwankt indessen ziemlich erheblich. Die Hülle hat den gleichen Bau wie die Hülle der amiktischen Eier (Fig. 5 ♂*Ei*). Da bei *Euchlanis* ebensowenig wie bei *Hydatina senta* (Nussbaum 1897) und *Brachionus pala* (Marinelli 1925) die Größe allein ein zuverlässiges Merkmal für die Bestimmung des Eicharakters ist, so wurden die Eier stets zum Schlüpfen gebracht, um eine sichere Diagnose zu haben.

a) Dauer des Wachstums.

Die Männcheneier werden im allgemeinen in rascherer Folge gelegt als die amiktischen Subitaneier. Da es sehr vom Zufall abhängt, ob aus angesetzten Eiern miktische Weibchen schlüpfen, und da diese im allgemeinen selten sind, so habe ich nur drei brauchbare Lebensläufe. Sie zeigen aber deutlich Zahlen, die über das Normale bei amiktischen Weibchen hinausgehen.

Tabelle II.

Tier	Tag																		
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.
F	♀	—	2	1	3	2	2	4	2	1	1	—	†							
K_1	♀	—	1	2	1	3	2	2	2	2	2	1	1	—	—	—	—	—	—	†
B	♀	—	—	1	3	2	5	3	3	2	3	2	–	—	—	—	†			

Erklärung siehe Tabelle I.

Sehr auffällig ist an dieser Tabelle, daß hier in kurzer Zeit fast die gleiche Anzahl Eier produziert werden, wie sie amiktische Weibchen in größerem Zeitraume legen. Dies scheint aber auf die Lebensdauer keinen Einfluß zu haben, wie *B* und vor allem K_1 zeigen. Diese Tiere lebten nach der Ablage des letzten Eies noch ungewöhnlich lange.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieses Verhalten in engem Zusammenhang mit der vermutlichen Zellkonstanz des Ovariums steht. Eine Beobachtung, wie die in Tab. II aufgezeichnete, habe ich in der Literatur nicht finden können. Vielleicht lassen sich die folgenden Bemerkungen Plates (1886) als solche deuten. Er schreibt (S. 41): »Die Zahl der weiblichen Sommereier, welche eine *Hydatina* während ihres Lebens zu legen vermag, ist annähernd 50, die der männlichen Sommereier ebenso hoch, . . .« An andrer Stelle (S. 36/37) steht: »Infolge der

geringeren Größe, welche die männlichen Eier durchschnittlich im Vergleich zu den weiblichen besitzen, finden sich bei Tieren mit männlicher Tracht mehr (3—5) Eier gleichzeitig auf verschiedenen Entwicklungsstadien vor, als dies bei Individuen mit weiblicher Tracht der Fall ist.«

Wenn aber einerseits die durchschnittliche Zahl der in einem Leben abgelegten männlichen und weiblichen Subitaneier gleich ist, andrerseits die männlichen Subitaneier in rascherer Folge produziert werden, so müßte das Leben der miktischen unbegatteten Weibchen erheblich kürzer sein. Über ein derart auffälliges Verhalten dieser Weibchen ist aber nichts bekannt. Aus den Tabellen Plates (1886, S. 42/43, Tab. I—III) geht vielmehr für beiderlei Weibchen die gleiche durchschnittliche Lebensdauer hervor (7 Tage). Es müssen demnach die miktischen zeitiger als die amiktischen ihr Ovarium erschöpft haben und daher eine längere Zeit am Ende ihres Lebens ohne Eiproduktion verbringen.

Dieses aus den Literaturbefunden für *Hydatina senta* erschlossene Verhalten ist also bei *Euchlanis triquetra* in der Tat vorhanden. Leider ist aus den oben angeführten Gründen das Beobachtungsmateral gering.

Die miktischen Weibchen traten stets auf der Höhe einer Kultur auf und leiteten deren Verfall ein, d. h. den Übergang in den Dauerzustand. Die Männchen, das erste Anzeichen für das bevorstehende Verfallen einer Kultur, sind ohne funktionsfähigen Verdauungstractus. Wesenberg-Lund (1923) hat sie genau beschrieben. Sie lebten, wie Rädertiermännchen gewöhnlich, nicht über 3 Tage, ganz gleich, ob sie mit Weibchen zusammen waren oder nicht.

2. Die Dauereier.

Durch das Auftreten der Männchen ist die Möglichkeit gegeben, daß die vorhandenen miktischen Weibchen begattet und die Eier befruchtet werden. Die Begattung bewirkt an den Geschlechtsorganen der Weibchen eine tiefgreifende Veränderung. Solche Weibchen sind sofort an ihrem auffallend dunklen Dotterstock erkennbar. Diese Veränderung im optischen Verhalten des Dotterstockes geht auf eine Einlagerung von fettigen Substanzen in sein Plasma zurück, wie auch Mrázek (1897, S. 4), Lange (1913, S. 275), Storch (1924, S. 329) und Marinelli (1925, S. 137) festgestellt haben.

Vom Zeitpunkt der Veränderung im Dotterstock bringen diese Weibchen in der Regel nur noch Dauereier hervor. Diese unterscheiden sich von den beiden bisher betrachteten Eisorten durch ihr dunkleres Aussehen und die Beschaffenheit ihrer Hülle. Diese ist derb und lappig und weist nichts von der Hutform der Hülle der Subitaneier auf.

a) Dauer des Wachstums.

Die Entwicklung zum ablagefertigen Ei dauert 36—48 Stunden und länger. Demnach werden die Dauereier in langsamerer Folge gelegt als die Subitaneier.

Vollständige Lebensläufe solcher Dauereilegerinnen zu erhalten ist naturgemäß noch viel schwieriger als für Männchen-Weibchen. Denn man muß nicht nur miktische Weibchen, sondern gleichzeitig auch genügend begattungsfähige Männchen haben. Nur K_7, Tab. III, wurde nach dem Schlüpfen experimentell mit Erfolg begattet. Leider lebte dieses Tier nur ungewöhnlich kurze Zeit.

Tabelle III.

Tier	Tag 1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.
S_3	alt i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	†		
S_4	alt i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	1 i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	†			
K_7	♀ +♂♂	—	— i/Ei	1	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	1 i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	— i/Ei	1	†	

Erklärung siehe Tabelle I. i/Ei bedeutet, daß das Tier ein in Entwicklung begriffenes Ei im Innern aufweist.

S_3 und S_4 sind alt aus Massenkulturen isoliert. Es sind von ihnen daher nur die Zuchttage, nicht aber die Lebensdauer bekannt. Auch über die Gesamtzahl der normalerweise in einem Leben abgelegten Dauereier kann die Tab. III keinen Aufschluß geben. Sie zeigt aber klar, wie viel langsamer ein Dauerei sich entwickelt als ein Subitanei. Es beansprucht dabei auch den Dotterstock bedeutend stärker, so daß dieser unmittelbar vor oder nach der Ablage eines Eies ganz klein geworden ist.

Dieses Verhalten hat manche Autoren, so neuerdings auch wieder Storch (1924, S. 329) und Marinelli (1925, S. 163) veranlaßt, zu vermuten, daß dieser sich nach Ausbildung eines Dauereies erschöpft habe und nicht regenerationsfähig sei. Das würde aber heißen, daß nur ein Dauerei von je einem Weibchen produziert werden könne.

Wie Tab. III zeigt, trifft dies bei *Euchlanis triquetra* nicht zu. Ebensowenig für verschiedene von Sachse (1912) untersuchte *Brachionus*-Arten. Er gibt eine Tabelle von einem *Brachionus urceolaris*. Dieses Tier legte fünf Dauereier und starb mit einem unentwickelten sechsten im Leib. Zwischen der Ablage zweier Eier liegen jeweils 2—4 Tage.

Wenn man für die Dauerei-Weibchen die gleiche Überlegung anstellt, wie für die Männchen-Legerinnen, so würde sich für sie eine drei- bis vierfache Lebensdauer ergeben. Es ist aber längst bekannt, daß bei ihnen nicht die Dauer des Lebens verlängert, sondern die Zahl der in einem Leben von normaler Länge produzierten Eier entsprechend reduziert ist. So schreibt u. a. z. B. Plate (1886, S. 41/42): ». . ., dagegen werden die Wintereier (d. s. Dauereier [der Verf.]) bei weitem nicht so schnell hintereinander gelegt und erreichen eine viel geringere Zahl (etwa 15)«. Dies gilt für *Hydatina senta*, wo 50 Subitaneier ungefähr die Normalzahl ist.

Lenssen (1898) machte die gleiche Feststellung. Er glaubt, ermittelt zu haben, daß die Beschränkung der Produktion auf eine geringere Anzahl von Eiern in der Weise geschieht, »qu'il se produit une atrophie du reste de l'ovoire« (S. 444). Dieser Ansicht schließen sich neuerdings Storch und Marinelli wieder an. Sie bilden Ovarien befruchteter Weibchen ab, in denen sich Elemente vorfinden, die von ihnen als zugrunde gehende bzw. gegangene Ovocytenkerne gedeutet werden. Mir ist nur eine außerordentliche Reduzierung des Ovars im ganzen aufgefallen. Zerfallsstadien von Ovocytenkernen habe ich jedoch nicht feststellen können.

b) Zeitpunkt der Begattung.

Im Zusammenhang mit den Versuchen, Dauereilegerinnen zu bekommen, deren Lebensbeginn bekannt war, wurden Experimente zur Ermittlung des Zeitpunktes einer wirksamen Begattung angestellt. Es ergab sich nämlich, daß bei eintägigen und älteren Tieren, selbst wenn sie miktische Weibchen waren, die Zugabe von Männchen ohne Einfluß blieb. Daraus wurde der Schluß gezogen, daß eventuell nur ganz junge, ebengeschlüpfte Weibchen befruchtungsfähig seien. In einem Fall trat der erwünschte Erfolg auch ein, als ein soeben geschlüpftes Weibchen mit Männchen zusammengebracht wurde (K_7, Tab. III).

Es scheint demnach das, was nach Maupas (1890) für *Hydatina senta* gilt, in ähnlicher Weise auch für *Euchlanis triquetra* zuzutreffen. Maupas schreibt (S. 312): »Pour que les accouplements soient suivis de fécondation, les femelles doivent être très jeune et avoir toute au plus six à huit heures depuis leurs éclosions.« Nach ihm sind Weibchen, die mit der Eiablage bereits begonnen haben, überhaupt nicht mehr einer Befruchtung zugängig.

Demzufolge würde sich ergeben, daß bei *Hydatina senta* und vielleicht bei Rädertieren überhaupt die drei Weibchensorten streng geschieden

sind und jedes Individuum nur eine Art von Nachkommen während der ganzen Dauer seines Lebens produzieren kann.

Es ist aber bekannt und wird auch in der Literatur häufig zitiert, daß dem nicht so ist (Lauterborn 1898, S. 115, v. Erlanger-Lauterborn 1897, Lange 1913/14, S. 274). Auch mir ist ein Weibchen von *Asplanchna priodonta* zu Gesicht gekommen, das einen ausgebildeten männlichen Embryo und ein Dauerei beherbergt (Fig. 4).

Diese Erscheinung hat zweierlei Erklärungen gefunden. Es wäre erstens möglich, daß nach dem Beginn der Eiproduktion bei diesen Tieren im Gegensatz zu *Hydatina senta* eine Begattung noch Erfolg haben kann. Zweitens aber könnte es sein, daß bei einer Begattung nicht alle Eier befruchtet werden, wodurch sich nur einige zu Dauereiern entwickeln, während die unbefruchtet gebliebenen Männchen liefern. Diese letzte Erklärung hat eine experimentelle Grundlage in den Versuchsergebnissen Schulls (1910) an *Hydatina senta*. Er erhielt von einem Weibchen erst Dauereier und dann 23 parthenogenetische Männcheneier (S. 344). Diese Erscheinung ist deshalb so auffällig und bemerkenswert, weil sie besagt, daß die oben erwähnten tiefgreifenden Veränderungen, die die erfolgreiche Begattung im Dotterstock und Ovarium hervorruft, doch die Art der weiterhin produzierten Eier nicht eindeutig bestimmen.

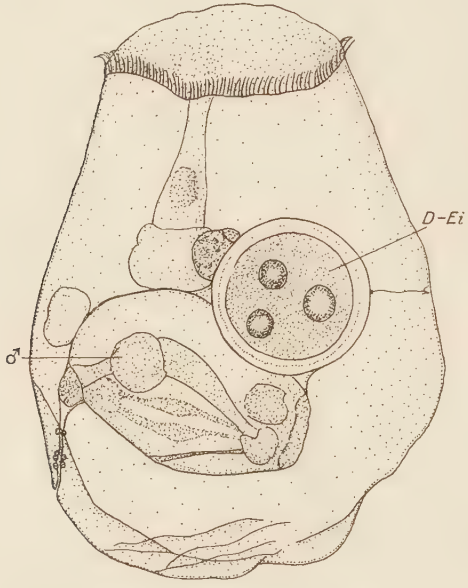


Fig. 4. Miktisches Weibchen von *Asplanchna priodonta* mit einem Männchen und einem Dauerei im Leib. (Totalpräparat nach Carnoy 1 : 3. Ok. 1. Obj. 5, Leitz, verkl. 3/4.)

c) Dauer der Entwicklung zum Embryo.

Die abgelegten Dauereier machen eine Ruheperiode durch, bevor sie in die eigentliche Embryonalentwicklung eintreten. Wie groß der Zeitraum von der Ablage zum Schlüpfen bei *Euchlanis triquetra* im Freien ist, kann ich nicht sagen. Sie im Uhrschälchen zum Schlüpfen zu bringen, gelingt selten. Meist verpilzen sie und gehen zugrunde.

Einmal gelang es mir, eine große Anzahl von Dauereiern, die in einem dichten Algenfilz verwickelt waren, zum Schlüpfen zu bringen. Sie waren Mitte Juli abgelegt worden und schlüpften allmählich von Ende August bis Ende September. Die Ruheperiode betrug bei ihnen $1^1/_2$—2 Monate.

Die Angaben über die Dauer der Ruhe bei verschiedenen Rädertieren weichen sehr voneinander ab.

Nach Plate (1886) schlüpften aus Dauereiern von *Lacinularia socialis* nach 1 Jahre Weibchen aus (S. 8). Für *Hydatina senta* konnte er feststellen, daß zwei Dauereier schon nach 18 bzw. 21 Tagen schlüpften (S. 42). Schull (1910) gibt sogar an (S. 316): »The time required by fertilized eggs to hatch varies from a few days to many weeks«. Und zwar sind, wie aus den Protokollen hervorgeht, unter Umständen 7 bis 14 Tage (Exp. 3, S. 298) auf der einen und 75—91 Tage (Exp. 4, S. 299) auf der anderen Seite zu verzeichnen.

Aus Versuchen von Nussbaum (1897) geht hervor, daß Dauereier von *Hydatina senta* 7 Tage bis 2 Monate im lufttrockenen Zustand liegen konnten und 5—7 Tage nach Befeuchtung schlüpften (S. 259).

Man sieht aus allen diesen Angaben, daß die Ruheperiode der Dauereier sogar bei ein und derselben Tierform sehr große Variation in bezug auf ihre Länge aufweist.

D. Geselligkeit.

In Massenkulturen gehaltene Tiere legten ihre Eier vorwiegend in Form ganzer Gelege ab. Es lagen immer vier bis acht Eier dicht nebeneinander. Da acht Eier nie von einem Weibchen im Laufe einer Nacht abgelegt wurden, so müssen solche Gelege jeweils von verschiedenen Weibchen stammen. Wahrscheinlich übt ein abgelegtes Ei einen Anziehungsreiz auf die trächtigen Weibchen aus, wodurch diese veranlaßt werden, ihre Eier an der gleichen Stelle abzusetzen. Fig. 5 zeigt ein solches Gelege an einem Algenfaden. Derartige Formen sind ziemlich selten. Meist liegen die Eier nebeneinander auf dem Grund des Uhrschälchens festgeklebt.

Ein gleiches Verhalten beschreibt Ehrenberg (1838) bei *Philodina roseola* (S. 500) und *Hydatina senta* (S. 35). Ebenso hat Noyes (1922) dasselbe bei *Proales decipiens* beobachtet (S. 230).

Bei *Euchlanis triquetra* traten fast stets auch einzelne verstreut abgelegte Eier auf. Außerdem fanden sich häufig einige, die mit der Unterseite nach oben, also verkehrt, an der Oberfläche hingen und frei

flottierten. Dieses bei *Euchlanis triquetra* als Ausnahme vorhandene Verhalten ist für die Eier mancher Rädertiere die Regel. Als Beispiel seien nur die Eier einiger Synchaeten erwähnt (Zacharias 1901 a).

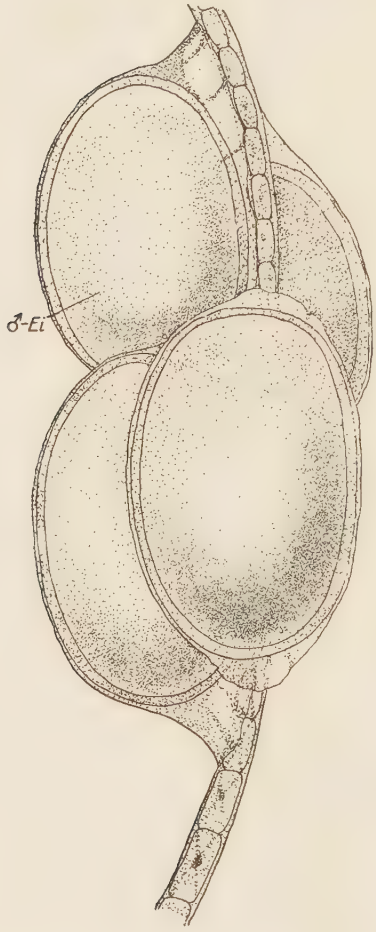


Fig. 5. Gelege an einem Algenfaden, nach dem Leben. (Ok. 4, Obj. 5, Leitz, verkl. 3/4.)

E. Das Wachstum.

Frisch geschlüpfte Weibchen unterscheiden sich von älteren recht erheblich durch ihre Größe.

Um die Geschwindigkeit des Wachstums und sein Verhältnis zur Eiproduktion festzustellen, wurde eine große Anzahl von Tieren einer täglichen Messung unterworfen (s. oben S. 44). Lebendmessungen an derart beweglichen Tieren sind natürlich nicht absolut verläßlich. Immerhin gewährt der Panzer bei *Euchlanis triquetra* einen gewissen Vorteil gegenüber ungepanzerten Formen. Es wurde sowohl Länge als auch Breite gemessen.

Die Tiere vertragen diese Behandlung nicht besonders gut und viele sterben bald. In Tab. IV wurden nur Individuen aufgenommen, die mindestens eine Woche alt geworden waren.

Die Breite ist bei Bauchansicht an der breitesten Stelle des Panzers gemessen. Das Maß für die Länge gilt für Tiere im völlig ausgestreckten Zustand, einschließlich Wimperapparat und Zehen.

Wie ersichtlich, wachsen die Tiere sehr stark in den ersten Tagen. Es machen daher in dieser Zeit schon Stunden einen merklichen Unterschied aus. Die ersten Zahlen in der Tabelle geben nicht die Größe direkt nach dem Verlassen des Eies an, sondern oft Stunden nachher. Darauf mögen diese Abweichungen zurückgehen.

Ein Tier, das beim Schlüpfen gemessen wurde, maß 68 μ : 187 μ.

Tier	Tag 1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
a_2	119 255	153 340	**170** 1. Ei 391	170 408	170 **425**	170 425	170 425	170 425		
d_1	102 255	153 391	**170** 1. Ei 391	170 **408**	170 408	170 408	170 408			
d_2	102 272	153 391	**170** 1. Ei 391	170 **425**	170 425	170 425	170 425			
d_3	102 272	136 289	153 1. Ei 391	153 391	**170** 408	170 408	170 408			
F	85 272	136 323	170 1. Ei 391	**187** 408	187 408	187 408	187 408	187 408	187 408	187 408
f_1	102 323	136 340	153 1. Ei 357	170 391	**187** 408	187 408	187 408			
f_2	68 255	136 323	**170** 357	170 1. Ei 408	170 408	170 408	170 408	170 408	170 408	170 408
A_1	119 255	153 340	**170** 1. Ei 357	170 391	170 408	170 **425**	170 425	170 425		
A_2	102 255	153 391	**170** 1. Ei 391	170 **408**	170 408	170 408	170 408	170 408		
A_3	102 238	136 289	153 1. Ei 391	153 391	**170** 408	170 408	170 408	170 408	170 408	
A_4	102 272	136 357	153 391	**170** 1. Ei 408	170 408	170 408	170 408			
B	102 255	136 357	153 391	**170** 1. Ei 408	170 408	170 **425**	170 425	170 425	170 425	
c_4	119 255	153 323	**170** 1. Ei 340	170 391	170 408	170 **425**	170 425	170 425	170 425	170 425
C	119 323	153 357	153 357	**170** 1. Ei **442**	170 442	170 442	170 442			
D	119 272	136 357	136 357	153 357	**170** 374	170 1. Ei **408**	170 408	170 408	170 408	170 408

Die Zahlen bedeuten die Größe in μ. In jedem Rechteck links oben = Breite, rechts unten = Länge. 1. Ei bezeichnet den Tag der ersten Eiablage.

Es war also erheblich kleiner als die meisten Anfangswerte der Tab. IV.

Das erstmalige Auftreten der maximalen Breite und Länge in einem Lebensgang ist durch Fettdruck der Zahl gekennzeichnet. Durch Stichproben an andern, nicht täglich gemessenen Tieren wurde festgestellt, daß durch die Behandlung beim Messen nicht abnorme Wachstumsverhältnisse geschaffen waren. Durch Kontrollmessungen in höherem Alter wurde ermittelt, daß die erreichten Maximalwerte in der Tat im weiteren Verlauf des Lebens nicht überschritten wurden.

Es ist auffällig, daß die erreichten Längen und Breiten nicht für alle Tiere dieselben sind. Die Werte für die Länge schwanken zwischen 408 μ und 442 μ, für die Breite zwischen 170 μ und 187 μ. Diese Variationsbreite innerhalb derart eng verwandter Individuen, wie sie in Tab. IV zusammengestellt sind, ist ebenfalls ein Beitrag zu der oben (S. 44) erwähnten Variabilität in der Größe der Rädertiere. Es ist nicht von der Hand zu weisen, daß die kleineren Tiere womöglich spätere Nachkommen eines Muttertieres sind, so daß diese Abweichungen dann eine ähnliche Erklärung finden könnten, wie bei *Rotifer vulgaris* durch Spemann und bei *Apsilus vorax* durch Cori.

Die Durchschnittswerte aus sämtlichen Angaben der Tab. IV sind in Fig. 6 in Form von Kurven angeordnet. Ihr Verlauf zeigt deutlich, wie das Längenwachstum noch anhält (*a*), während das Wachstum in die Breite bereits beendet ist (*b*). Den Zeitpunkt der durchschnittlichen ersten Eiablage bezeichnet die senkrechte gestrichelte Linie. Zu dieser Zeit ist das Wachstum noch nicht vollendet.

Das von den Tabellen-Tieren erreichte Alter stellt nicht die wirkliche Lebensdauer dar, wie im nächsten Abschnitt näher zu erläutern sein wird. Kontrollmessungen an älteren Tieren haben aber gezeigt, wie schon oben erwähnt wurde, daß von dem Zeitpunkt der Erlangung der ersten Maximalgröße an diese innerhalb der durch die Methode der Messung gegebenen Grenzen dieselbe bleibt.

Die Wachstumskurve von *Euchlanis triquetra* nimmt also einen ähnlichen Verlauf wie die von *Rotifer vulgaris* (Spemann 1924). Nur ist dort alles der größeren Lebensdauer dieses Tieres entsprechend in die Länge gezogen. So wird die maximale Länge erst am 12.—13. Tage erreicht.

Bei *Hydatina senta* scheinen nach Plate (1886, S. 41) die Verhältnisse auch in dieser Beziehung unserem Tiere näher zu liegen. Die Weibchen erreichen am 3. Tage ihre definitive Größe (Maupas gibt für dasselbe Tier eine Wachstumsdauer von nur 20—43 Stunden, je nach

der Temperatur, an. Sachse schreibt über seine *Brachionus*-Arten, daß die jungen Tiere sehr schnell heranwachsen, ohne irgendwelche Zahlenangaben zu machen. Für *Proales decipiens* gibt Noyes (1922) an, daß es am 4. Tage seine maximale Größe erreicht hat; und zwar soll (im Gegen-

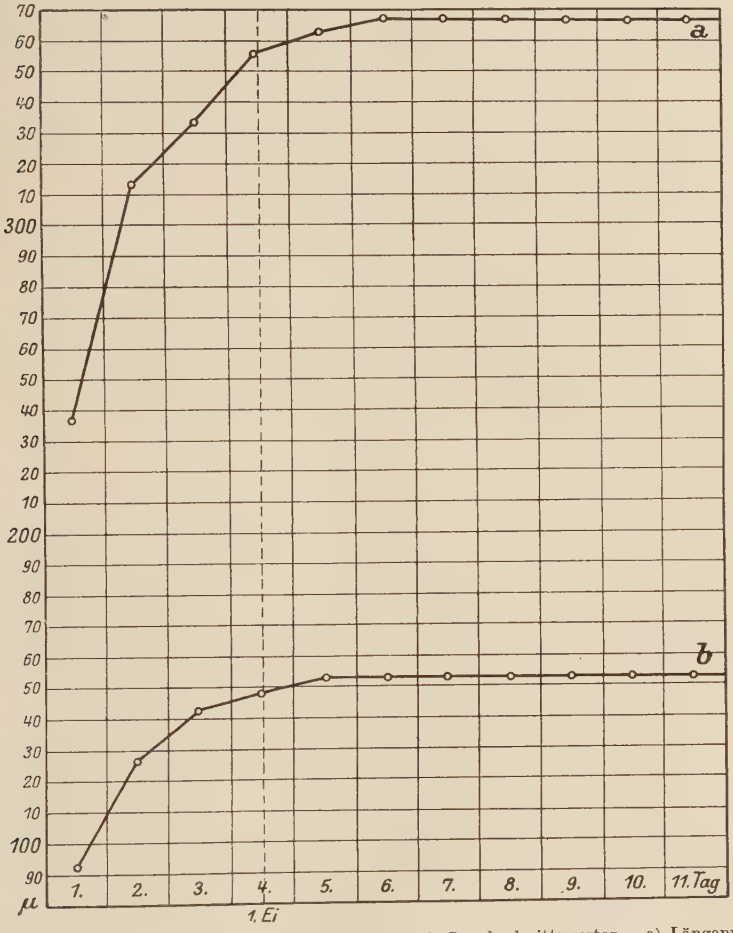


Fig. 6. Wachstumskurve von *Euchlanis triquetra* nach Durchschnittswerten. a) Längenwachstum; b) Breitenwachstum.

satz zu *Euchlanis*) zuerst das Längen- und erst später das Breitenwachstum beendet werden. Auch hier sind zahlenmäßige Angaben nicht mitgeteilt.

Von *Apsilus vorax* hat in neuester Zeit Cori (1925) eine genaue Wachstumskurve veröffentlicht. Der Verfasser hat sowohl Länge als auch Breite gemessen. Die maximale Länge wird in zwei Fällen fast zur gleichen Zeit mit der maximalen Breite erreicht. Bei Tochter *a* (Cori,

Tab. II) ist das Breitenwachstum 3 Tage vor dem Längenwachstum das erstemal zum Maximalwert gestiegen.

Die Kurve (Cori, S. 578) weist einen von den bisher bekannten Daten vom Wachstum der Rädertiere sehr abweichenden Verlauf auf. Bei einer Lebensdauer von 42 Tagen wird die maximale Länge erst am 32. Tage erreicht. Die Tabellen I und II stellen die Verhältnisse etwas anders, und zwar noch extremer dar. Es ist schwer, sich aus den von ihm mitgeteilten Angaben ein genaueres Bild über den Verlauf des Wachstums von *Apsilus vorax* zu verschaffen, um diese Verhältnisse mit *Rotifer vulgaris* und *Euchlanis triquetra* zu vergleichen. Dieses Tier ist offenbar sehr ungeeignet für derartige Messungen.

Wie Spemann (1924) schon anführt, ist es eine recht interessante Frage, wie bei Tieren mit nahezu völliger Zellkonstanz eine derartige Größenzunahme statthaben kann. Fig. 14 und 15 liefern vielleicht eine gewisse Handhabe dafür, sich eine Vorstellung davon zu machen. Sie zeigen, wie enorm die einzelnen Zellen bei verschieden alten Tieren sich in der Größe unterscheiden. Die Dotterstöcke sind beide bei gleicher Vergrößerung gezeichnet. Man beachte vor allem auch die gewaltige Größenzunahme der Kerne.

Eine andere ungelöste Frage für die gepanzerten Formen ist das Verhalten des Panzers beim Wachstum. Die einfachste und naheliegendste Annahme wäre, daß von Zeit zu Zeit eine Häutung stattfindet. Obwohl ich besonders darauf acht gegeben habe, habe ich nie leere Hüllen oder Panzerreste in den Kulturschalen gefunden. Ich muß daher annehmen, daß bei *Euchlanis triquetra* keine Häutung vorkommt. Wahrscheinlich ist der Panzer selbst wachstumsfähig.

Die Angaben in der Literatur über die Häutung bei Rädertieren sind nicht ganz eindeutig. Während Leydig 1885 der Meinung ist, daß Formen mit starrem Panzer, wie *Brachionus*, sich häuten, da man oft leere Schalen findet ohne den gleichfalls chitinigen Kauapparat, bezweifelte Eckstein 1883 die Richtigkeit einer solchen Schlußfolgerung. Er meinte, daß vielmehr in solchen Fällen der sehr leichte Mastax durch leise Wasserströmung weggetrieben und daher nicht mehr aufzufinden ist (S. 406). Eine direkte Beobachtung der Häutung an einem Rädertier ist bisher nur in einem Falle mitgeteilt. Joseph fand, daß *Apodoides stygius*, welches er in die Nähe von *Euchlanis* stellt, sich im Frühjahr häutet. Mit dieser Häutung soll gleichzeitig eine Metamorphose des Tieres verbunden sein. Es sollen nämlich die vor der Häutung sich völlig gleichenden Geschlechter erst nach diesem Vorgang unterscheidbar sein (S. 63). Das Tier scheint sich demnach überhaupt sehr abweichend zu verhalten, was vielleicht mit seiner unterirdischen Lebensweise im Zusammenhang steht.

Bisher ist demnach noch bei keinem in normalen Verhältnissen lebenden Rädertier eine Häutung direkt beobachtet worden.

F. Lebensdauer und Alterserscheinungen.

In den Kulturen zur Ermittlung der Lebensdauer war es nötig, alle schädigenden Eingriffe zu unterlassen. Es wurde daher außer der täglichen Versorgung mit Futter, der Entfernung der abgelegten Eier und dem Wasserwechsel (alle 2—3 Tage) nichts an den Kulturen ausgeführt. Dabei wurde versucht, die Verhältnisse in den Kulturschalen so weit als möglich den natürlichen Lebensbedingungen anzupassen, wie es auch Spemann (1924) für *Rotifer vulgaris* getan hat. Über die Einzelheiten der Methode wurde oben (S. 43) näher berichtet.

1. Lebensdauer.

Die meisten so gehaltenen Tiere lebten erheblich länger als die in Tab. IV aufgeführten, und ihr Tod kündigte sich durch ihr abweichendes Verhalten und durch Veränderungen am Körper an, wie dies weiter unten als Alterserscheinungen näher beschrieben wird.

Diese Alterserscheinungen müssen als typische, zu einem normalen Lebensgang notwendig zugehörige Veränderungen aufgefaßt werden.

Die zahlenmäßige Bestimmung der Lebensdauer eines Tieres stößt auf nicht unerhebliche theoretische Schwierigkeiten; denn es steht keineswegs fest, was man unter »Lebensdauer« zu verstehen hat (Korschelt 1924, S. 3ff.). Bis zur Festlegung dieses Begriffes scheint es mir daher nötig, außer den Angaben über die Länge des Lebens eines Tieres auch das Vorgehen bei der Ermittlung der mitgeteilten Zahlen möglichst klarzulegen, um dadurch ein Urteil zu ermöglichen, wie sie im Verhältnis zu Angaben anderer Autoren zu werten sind.

Bei der Ermittlung der durchschnittlichen Lebensdauer von *Euchlanis triquetra* verfuhr ich in der Weise, daß ich nur dann einen Lebensgang als normal ansah und seine Dauer in Rechnung zog, wenn alle normalerweise in einem Leben auftretenden Vorgänge beobachtet worden waren. Zu diesen Prozessen gehören, wie oben erwähnt, auch die typischen Veränderungen beim Altern. Es wiesen aber nun keineswegs alle Tiere vor ihrem oft frühen Tode Alterserscheinungen auf. Bei derart vorzeitig abgestorbenen Individuen ließ sich nicht ermitteln, ob der frühe Tod nicht vielleicht auf zufällige, der Beobachtung entgangene Schädigungen zurückging, die mit dem Halten in Kulturen zusammenhängen. Solche nicht normalerweise gestorbenen Tiere würden aber den allgemeinen Durchschnitt derart drücken, daß das normale Lebensende weit unter die Altersgrenze zu liegen käme. Das hieße dann aber, daß in einem normalen durchschnittlichen Leben die Alterserscheinungen

überhaupt nicht auftreten, ein Ergebnis, das biologisch offenbar widersinnig wäre und durch das hier verwandte Vorgehen vermieden wurde.

Zehn Tiere, die über diese Grenze hinaus lebten, sind in Tab. V

Tabelle

Tier	Tag 1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.
A_6 Ei 27.—29.8.	♀	—	— i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei	2	2 i/Ei	2	2	2 i/Ei	2	2
A_7	♀	—	1	1 i/Ei	3	2 i/Ei	2 i/Ei	2	1	2	2 i/Ei	2 i/Ei
A_8	♀	—	2	2 i/Ei	3	1	1	2 i/Ei	3	4	— i/Ei	2
c_4	♀	— i/Ei	1 i/Ei	2 i/Ei	1 i/Ei	1	1 i/Ei	2	2 i/Ei	1	2	1 i/Ei
c_4 (x)	♀	—	—	—	2 i/Ei	2 i/Ei	1 i/Ei	2	2 i/Ei	2	1 i/Ei	2 i/Ei
E	♀	—	— i/Ei	2	3 i/Ei	3 i/Ei	3 i/Ei	3	1 i/Ei	1 i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei
f_2	♀	—	— i/Ei	1 i/Ei	1 i/Ei	1 i/Ei	2	2 i/Ei	3 i/Ei	2 i/Ei	3 i/Ei	3 i/Ei
G	♀	—	— i/Ei	2	2 i/Ei	2 i/Ei	3	3	1 i/Ei	2	1 i/Ei	2 i/Ei
K_2	♀	—	1	1 i/Ei	2	2	2 i/Ei	2 i/Ei	1 i/Ei	2 i/Ei	1	1 i/Ei
K_5	♀	—	1	1 i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei	1	1 i/Ei	2 i/Ei	— i/Ei

Erklärung siehe Tab. I

aufgeführt. Als Durchschnittswert ergibt sich aus dieser Tabelle eine Lebensdauer von 21 Tagen. Das älteste Tier starb am 25. Tag, das jüngste am 18. Tage. Die Alterserscheinungen traten ungefähr am 18. bis 19. Tage auf.

Vergleicht man dies Ergebnis mit der Lebensdauer anderer Rädertiere, so ergibt sich, daß *Euchlanis triquetra* erheblich länger lebt als *Hydalina senta* (13 Tage, NUSSBAUM u. a.) und *Proales decipiens* (5, 6 Tage, NOYES).

Tag												
13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.
1 i/Ei	2 i/Ei	— i/Ei	2 i/Ei	1 i/Ei	1 i/Ei	1	—	Rote Einschl.	do. Dotterstock verschwund.	do.	do.	†
2 i/Ei	1	2	1 i/Ei	2	Dotterstock dunkelgrau	do. hellgrau, groß	†					
1 i/Ei	1 i/Ei	1	1	1 i/Ei	— i/Ei	Dotterstock u. Ei klein. Tier träg.	do. Rote Einschl.	†				
2 i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei	2 i/Ei	1 i/Ei	2	1 i/Ei	— i/Ei	Dotterst. hellgrau, groß. Rote Einschl.	†		
1 i/Ei	2 i/Ei	2	1	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	1	— i/Ei	† i/Ei			
— i/Ei	3 i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	Das Ei hell, vakuolig. Tier träge. Rote Einschl. Dotterstock groß	†							
1	1 i/Ei	1	1	Dotterst. dunkelgrau i/Ei	Dotterst. hellgrau i/Ei	†						
1 i/Ei	3	1 i/Ei	2	1	1 Dotterst. verschw. Rote Einschlüsse	†						
1 i/Ei	1 i/Ei	1	— i/Ei	1	— i/Ei	Rote Einschlüsse i/Ei	†					
2 i/Ei	1	— i/Ei	1 i/Ei	— i/Ei	Dotterst. dunkelgrau. Rote Einschl. i/Ei	do. i/Ei	do. i/Ei	do. i/Ei	do. i/Ei	do. i/Ei	†	

(S. 46) und III (S. 50).

Die von SACHSE (1912) gezüchteten *Brachionus*-Arten scheinen eine etwa gleichgroße Lebensdauer wie *Euchlanis triquetra* zu besitzen; jedenfalls, wenn man die Maximalwerte ansieht und berücksichtigt, daß seine Durchschnittswerte durch die Art ihrer Ermittlung sehr stark gedrückt sind.

Rotifer vulgaris (Durchschnitt 35 Tage, Maximum 58 Tage, Spemann) und *Apsilus vorax* (Maximum 42 Tage, Cori) leben beträchtlich länger.

Die Männchen von *Euchlanis triquetra* lebten, wie Rädertiermännchen allgemein (Wesenberg-Lund 1923) maximal 3 Tage. Es konnte durch die Anwesenheit von Weibchen kein Einfluß auf die Lebensdauer der Männchen beobachtet werden.

2. Alterserscheinungen.

Gegen Ende des Lebens, etwa am 18.—19. Tage traten, wie bereits erwähnt wurde, typische Veränderungen an den Tieren auf, die nunmehr näher betrachtet werden müssen.

Die Eiablage wurde träger und hörte schließlich ganz auf. Die Bewegungen der Tiere verlangsamten sich sichtlich. Der Fuß zeigte die Neigung, im Winkel zum Körper zu stehen, so daß die Tiere häufig im Kreise schwammen. Dieses Verhalten ist wahrscheinlich eine Folgeerscheinung des herabgesetzten Muskeltonus.

Allmählich veränderte das Tier auch anderweitig sein Aussehen. Der im Normalzustand glashelle, durchsichtige Körper wurde trüb. Dies ist allem Anschein nach eine Veränderung der Körperflüssigkeit infolge des mangelhaften Funktionierens des Exkretionssystems. Denn wenn die Trübung auf Undurchsichtigwerden des Panzers zurückginge, müßte sie gleichmäßig für alle Teile auftreten. Dies war aber nicht der Fall. Vielmehr traten mit zunehmendem Undurchsichtigwerden die Stämme des Wassergefäßsystems immer deutlicher hervor.

Auch die Muskulatur des Kauapparates erschlaffte sichtlich. Die Bewegungen desselben wurden immer träger, und allmählich stellte er seine Tätigkeit ganz ein. Trotz gleichmäßiger Ernährung blieb der Darm leer.

Am Vorderende des Tieres und am Rücken traten rote Kügelchen auf. Man darf wohl annehmen, daß es sich um Tröpfchen von Fett handelt. Diese Einschlüsse lagen an den Stellen, wo sich die Teile des zentralen Nervensystems befinden. Die Beziehungen zwischen ihnen und den Zellen des Nervensystems ließen sich am lebenden Tier leider nicht genau feststellen.

Der Dotterstock kann beim alternden Tier in zweierlei Weise verändert werden. Bei manchen Tieren wurde er immer kleiner und verschwand schließlich ganz, so daß man am toten Tier überhaupt nichts mehr davon sehen konnte (Fig. 7). Bei andern hingegen quoll er auf, wurde hellgrau und erfüllte schließlich die ganze Leibeshöhle, indem die

zerfallenden übrigen Organe verdrängt wurden. Worauf dieser Unterschied zurückgeht, konnte nicht ermittelt werden. Es liegt aber nahe, anzunehmen, daß durch das Vorhandensein bzw. Fehlen eines nicht zur Verwendung gekommenen Keimstockrestes die Erscheinungen beeinflußt werden, unter denen der Dotterstock im gealterten Tier zugrunde geht. In gekrümmter Haltung starben die Tiere (Fig. 7).

Faßt man die Alterserscheinungen bei *Euchlanis triquetra* kurz zusammen, so ergibt sich, daß sie in der geringeren Ansprechbarkeit des Nervensystems (allgemeines Trägerwerden), der Abnahme des Muskeltonus (gekrümmte Haltung), dem Versagen der Excretion (Trübung des Körpers, rote Fettröpfchen am Vorderende), dem Zerfall der inneren Organe, der fettigen Degeneration bzw. dem völligen Verschwinden des Dotterstockes und Aufhören der Eiproduktion ihren wesentlichen, erkennbaren Ausdruck finden.

Fig. 7. Das Tier A_8 (25 Tage alt), kurz nach dem Tode. (Ok. 4, Obj. 3, Leitz, unverkl., reprod.)

Diese Erscheinungen stimmen weitgehend mit den Veränderungen überein, die andere Autoren an alternden Rädertieren beschrieben haben.

So berichtet Plate (1886) über *Hydatina senta* folgendes (S. 112): »Der Tod scheint normalerweise dann einzutreten, wenn der Keimstock sich erschöpft hat. Der dotterbereitende Abschnitt scheidet dann zahlreiche große und kleine Fettropfen aus und wird dadurch auffallend trübe. Während er dabei außerordentlich an Größe zunimmt, ergreift die fettige Degeneration allmählich alle übrigen Organe. Das Tier zieht sich zusammen und stirbt meist am zweiten Tage, nachdem das letzte Ei abgelegt wurde.« Das Verhalten des Dotterstockes und des ganzen Tieres beim Altern ist mit dem bei *Euchlanis triquetra* identisch.

Noyes stellte bei sterbenden Tieren von *Porales decipens* fest, daß Excretion und Defäcation gestört seien und daß der Kauapparat erfolglos arbeite (S. 230).

Bei *Rotifer vulgaris* wurden von Spemann als Alterserscheinungen eine herabgesetzte Reizbarkeit des Nervensystems, immer größer werdende Trägheit, Schrumpfungen und auf Verlust der Elastizität von Ringmuskeln zurückzuführende Einschnürungen ermittelt (S. 31 und 34). Das in Fig. 12 abgebildete Tier (10—12 Stunden nach dem Tode) zeigt eine ähnlich Haltung wie Fig. 7.

Auch Cori beschreibt bei dem alternden *Apsilus* eine Fältelung der Cuticula, zunehmende Trägheit, Abnahme des Muskeltonus und Zunahme der braunen Excretophoren (S. 577).

Vergleicht man die hier zusammengestellten Symptome untereinander und mit den von mir über *Euchlanis triquetra* mitgeteilten, so stellt sich heraus, daß in bezug auf die Alterserscheinungen bei Rädertieren eine weitgehende Übereinstimmung herrscht.

3. Fruchtbarkeit.

In der Tab. V bedeuten die an jedem Tage eingetragenen Zahlen die Anzahl der am betreffenden Tage vorgefundenen Eier, und zwar handelt es sich in dieser Tabelle ausschließlich um amiktische Weibchen.

Für den Anfang des Lebens geht aus der Tab. V hervor, daß eine gewisse Zeit verstreicht, ehe das erste Ei abgelegt wird. Das gleiche sagen die Kurven Fig. 6 aus. Aus allen Angaben ergibt sich als Durchschnittsdauer $3^1/_2$ Tage vom Schlüpfen bis zur Ablage des ersten Eies. Von diesem Zeitpunkt an werden im Durchschnitt täglich zwei Eier abgelegt. Gegen Ende des Lebens läßt die Produktion nach, um ungefähr am 17.—18. Lebenstage ganz aufzuhören. Die Gesamtanzahl der in einem Leben produzierten Eier wechselte bei den einzelnen Tieren (Minimum 19 K_2, Maximum 28 c_4). Als Durchschnittszahl ergibt sich 24.

Vergleicht man die bei *Euchlanis triquetra* gewonnenen Angaben in bezug auf die Eiablage mit den von anderen Rädertieren bekannten Zahlen, so ergibt sich, daß auch hier bei den Rädertieren im Prinzip große Übereinstimmung herrscht.

Bei *Hydatina senta* beginnt nach Plate (1886) die Eiablage am 2. bis 3. Tage (S. 41 und 112); es werden im Durchschnitt 50 Eier gelegt. Die Eiablage hört etwa 2 Tage vor dem Tode auf. Maupas (1890) stellt für dasselbe Tier ganz ähnliche Zahlen fest. Er gibt 50 Eier als Maximalzahl an, schreibt aber, daß häufig auch Tiere starben, die erst das 35.—45. Ei gelegt hatten, und fährt fort: »Quand elles atteignent à ce maximum, elles peuvent encore vivre trois ou quatre jours dans un état de stérilité absolue« (S. 311). Damit soll allem Anschein nach gesagt sein, daß es sich dabei nicht um vorzeitig abgestorbene Tiere handelt, sondern daß ihr Tod normal war. Ähnlich verhält sich nach ihm *Callidina vaga* (erstes Ei nach $4^1/_2$—2 Tagen). Kürzer ist dieser Zeitraum bei *Cycloglaena lupus* (65—70 Stunden) und *Notommata* species (?) (47 bis 48 Stunden) (1889).

Sachse (1912, S. 50) ermittelte, daß *Brachionus pala* durchschnittlich das erste Ei am 3. Tag, *Brachionus quadratus* am 7. Tag, *Brachionus bakeri* am 4. Tag und *Brachionus urceolaris* am 3. Tag produzierte. Also auch bei diesen Tieren beginnt die Eiablage erst einige Tage nach der Geburt.

Interessante Angaben teilt Noyes (1922) für *Proales decipiens* mit. Hier wurde das erste Ei bereits sehr früh, während der ersten 24 Stunden, gelegt. Dann folgten am 2. Tage 3 Eier, darauf 5, 7, 3 Eier täglich und am 6. Tage wieder 1 Ei (S. 232). Das sind 20 Eier bei einer Lebensdauer von 7 Tagen, also eine recht große Fruchtbarkeit.

Die lebendgebärenden Formen verhalten sich sehr abweichend. *Rotifer vulgaris* bringt nach Spemann durchschnittlich am 12. Lebenstag das erste Junge zur Welt. Es werden demgemäß nur 4 (Max. 8) Nachkommen in einem Leben erzeugt. Zur vergleichenden Beurteilung dieser Verhältnisse ist zu beachten, daß die Geburt eines fertig ausgebildeten Jungen nicht einer Eiablage gleichgesetzt werden darf.

Das gleiche gilt für die Angaben Coris über *Apsilus vorax*, der frühestens seine Erstgeburt am 10. Lebenstag hat und ungefähr 9 Nachkommen während seines Lebens erzeugt. Zieht man die große Lebensdauer dieser beiden Rädertiere in Betracht, so ergibt sich für sie eine außerordentlich geringe Fruchtbarkeit im Vergleich zu den oviparen Formen. Somit wird auch bei diesen Tieren bestätigt, daß mit besserer Brutpflege die Fruchtbarkeit einer Art zurückgeht.

G. Der Einfluß des Hungers.

Daß die verfügbare Nahrungsmenge auf den Rädertierorganismus weitgehend einwirkt, ist schon lange bekannt, und zwar wurde stets eine besondere Beeinflussung der Geschlechtsorgane beobachtet.

Plate (1886) stellt fest, daß bei Nahrungsentzug der Dotterstock schrumpft (S. 112). Über die Rückwirkung auf die Eiproduktion ist nichts Besonderes erwähnt. Es ist jedoch anzunehmen, daß diese auch nachteilig beeinflußt wird.

Umgekehrt schreibt Sachse (1912, S. 50): »Ganz allgemein ist zu sagen, daß bei reichlicher Nahrung sich eine Beschleunigung der Eiproduktion zeigte; der Dotterstock füllte sich prall mit Dotter oder, wo dies schon der Fall war, trat nach kurzer Zeit schon das Ei aus.«

Nussbaum (1897, S. 306) stellte sogar fest, daß Nahrungsmangel einen direkten Einfluß auf die Natur der abgelegten Eier hat; und zwar wird durch Hungern Dauereiproduktion ausgelöst.

Zur Ermittlung der Wirkung des Hungers auf *Euchlanis* entzog ich einigen Tieren in verschiedenen Altersstufen die Nahrung, indem ich sie in filtriertes Kulturwasser brachte. Es mögen darin noch kleinste Organismen gewesen sein, die zum Teil dem Tier als Nahrung dienen konnten. Diese geringe Nahrungsmenge hatte aber so gut wie keinen Einfluß.

Die Tiere wurden bald ganz durchsichtig. Die Speichereinschlüsse der Darmzellen verschwanden. Wurde innerhalb dreier Tage keine Nahrung zugeführt, so waren spätestens nach Ablauf dieser Zeit die Tiere abgestorben. Diese Beobachtung stimmt mit der Lebensdauer der Männchen überein, die ja auch keinerlei Nahrung aufnehmen können, da bei

ihnen der Darmkanal fehlt, und die, wie oben (S. 62) erwähnt, ebenfalls bis 3 Tage zu leben imstande sind.

Als Einfluß auf die Geschlechtsorgane ergab sich, daß bei eitragenden Tieren sich das unfertige Ei noch eine kurze Zeit weiter entwickelte und dann abgelegt wurde. War es bei Beginn des Nahrungsentzuges schon relativ groß (mindestens über die Hälfte des Gesamtwachstums), so konnte es oft noch zu seiner vollen Größe heranwachsen, bevor es abgelegt wurde. Bei solchen Eiern ist die Gallerthülle dann oft rudimentär (Fig. 8a). Dieses Ei lieferte noch einen völlig lebensfähigen Embryo. In Kulturen, vor allem in Zeiten starker Vermehrung, findet man zuweilen ebenfalls solche Eier. Ihr Auftreten ist wahrscheinlich auf die gleiche Ursache zurückzuführen, wie es für dieses Ei geschildert wurde.

Fig. 8. Unnormale Subitaneier von *Euchlanis triquetra*. a) mit rudimentärer Hülle; b) sterbend abgelegt, völlig unfertig. (Ok. 4, Obj. 5, Leitz, verkl. 3/4.)

War das Ei noch im Anfang seiner Entwicklung, als die Hungerperiode einsetzte, so konnte es oft seine volle Größe nicht mehr erlangen. Es wurde dann gewöhnlich kurz vor dem Absterben ausgestoßen. Dieser Vorgang ist aber keiner normalen Eiablage gleichzusetzen, denn häufig wurde gleichzeitig Enddarm und Magen mit ausgestülpt. Ein solches sterbend abgelegte Zwergei zeigt Fig. 8b. Dieses war jedoch nicht mehr entwicklungsfähig, sondern sein Inhalt wurde vacuolig und nach 2 Tagen löste es sich auf.

H. Zusammenfassung.

1. Die Embryonalentwicklung eines amiktischen Weibchens dauert 34—36 Stunden. Das Tier hat beim Schlüpfen eine Länge von 187 μ und eine Breite von 68 μ.

2. Das Breitenwachstum ist nach 3 Tagen beendet (etwa 170 μ), das Längenwachstum nach 4 Tagen (etwa 425 μ).

3. Die Ablage des ersten Eies geschieht im Durchschnitt nach $3^1/_2$ Tagen, also vor Beendigung des Längenwachstums.

4. Vom 3.—18. Lebenstag werden im Durchschnitt täglich 2 Eier abgelegt. Während der letzten Tage (14.—18. Tag) wird die Produktion der Eier langsamer.

5. Die Lebensdauer der Weibchen beträgt im Durchschnitt 21 Tage Die Eiablage hört 2—4 Tage vor dem Tode gewöhnlich auf. Männchen leben bis zu 3 Tagen.

6. Alterserscheinungen treten am 18.—19. Tage auf. Als solche sind festgestellt: allgemeines Trägerwerden, Abnahme des Muskeltonus, Trübung des Körpers, rote Fettröpfchen am Vorderende, Zerfall der inneren Organe, fettige Degeneration bzw. Verschwinden des Dotterstockes und Aufhören der Eiproduktion.

7. Die durchschnittliche Anzahl der in einem Leben abgelegten Eier (♀ Subitaneier) beträgt 24 Stück.

8. Für Männcheneier gilt das gleiche. Sie werden in rascherer Folge gelegt. Die Eiproduktion hört bei ihnen 4—6 Tage vor dem Tode auf.

9. Dauereier werden jeden 2.—3. Tag gelegt.

10. Dauereier schlüpfen nach einer Ruheperiode von $1^1/_2$—2 Monaten.

II. Teil.

Ernährung und Reifung des Rädertiereies.

A. Zum Bau des Geschlechtsorganes.

1. Der Dotterstock.

Die Geschlechtsorgane der hier behandelten Rädertiere weisen den von Plate (1884) beschriebenen, für die heterogonen Rotatorien typischen Bau auf. Das unpaare Organ liegt in einem zartwandigen Sack. Es ist in den umfangreichen Dotterstock und den unscheinbaren, kappenförmigen Keimstock geschieden.

Ohne mich auf diese oft beschriebenen Verhältnisse näher einzulassen, möchte ich nur von zwei Besonderheiten berichten, die mir am Geschlechtsorgan von *Synchaeta pectinata* aufgestoßen sind.

Fig. 14 stellt Dotterstock und Ovarium eines jungen Weibchens dar. Außer dem Keimstock sitzen dem Dotterstock noch zwei Gebilde auf (*a*), von denen das eine deutlich zwei Kerne besitzt, das andre hingegen einkernig ist. Die Zahl der Kerne in diesen Körpern ist jedoch allem Anschein nach individuellen Schwankungen unterworfen.

Worum es sich dabei handelt, ist schwer zu sagen. Wahrscheinlich sind es die gleichen Gebilde, die Lenssen (1898) bei *Hydatina senta* dar-

stellt, ohne sich über sie zu äußern (LENSSEN, Taf. I, Fig. 1 am Dotterstock nach unten in den Uterus ragend; Fig. 2 und 3 links am Dotterstock; Fig. 6 nach unten, kernlos.)

Über das gleiche Tier schreibt MARTINI (1912): »Auf dem Scheitel des Dotterstockes sitzen manchmal zu 1 oder mehreren kleine Körper auf, in denen oft, aber nicht immer, ein Kern sicher nachweisbar ist, und von denen feine Fäden ausgehen« (S. 357).

Eine Vermutung über die Bedeutung dieser Körper äußert er nicht. Da der Autor seinem Text keine Abbildung beigegeben hat, anderseits bei *Synchaeta pectinata* nichts zu bemerken ist, was auf das Vorhanden-

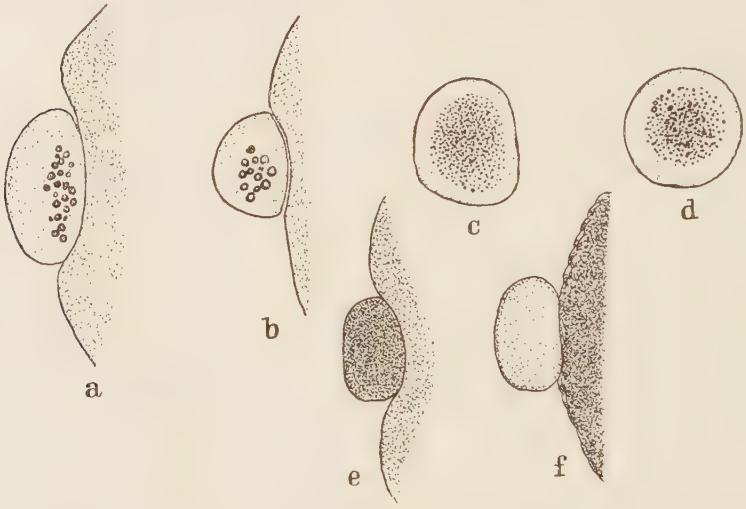


Fig. 9. Kernartiges Gebilde am Geschlechtsorgan von *Synchaeta pectinata* in verschiedener Ansicht und Färbung. (a—d, Dreifachfärbung nach MALLORY; e) nach HEIDENHAIN; f) Osmiumbräunung [Totalpräparat].) (Unverkl., reprod.)

sein der von MARTINI erwähnten Fäden deuten könnte, so ist es fraglich, ob er tatsächlich Gebilde meint, die mit den in Fig. 14 dargestellten etwas zu tun haben.

Über ihre Bedeutung und Herkunft ist schwer etwas zu sagen. Sie haben eine sehr enge Beziehung zum Dotterstock. Es wäre denkbar, daß sie aus ihm durch überzählige Kernteilungen entstanden sind, wie sie z. B. nach NACHTWEY bei der Bildung des Dotterstockes von *Asplanchna priodonta* gar nicht selten vorkommen. Während aber bei *Asplanchna priodonta* die überzählig entstandenen Kerne mit in das Syncitium einbezogen und funktionsfähig werden, wodurch die Anzahl der Dotterstockskerne bei diesem Tier zwischen 8—12 schwankt, würden bei *Synchaeta pectinata* die über die Normalzahl entstandenen Kerne rudi-

mentär und säßen mit etwas Plasma dem Dotterstock kappenförmig auf. Das Fehlen der Körper am Dotterstock von *Asplanchna priodonta* läßt diese Deutung nicht unwahrscheinlich erscheinen.

Ein zweites Gebilde, dessen Bedeutung gleichfalls ungewiß ist, muß noch erwähnt werden. Es ist besonders an Präparaten mit Dreifachfärbung nach MALLORY sehr auffällig. Seine Gestalt ist oval, und es hat ungefähr die Größe des Nucleolus eines Dotterstockkernes. Häufig fand ich es dem Ei dicht anliegend, so daß dieses ein wenig eingedellt erschien (Fig. 9e). Es machte dann ganz den Eindruck eines Richtungskörpers. Seine sehr wechselnde Lage bei verschiedenen Tieren läßt indessen bald erkennen, daß eine solche Deutung verfehlt ist. In Fig. 9a bis f ist das Gebilde in verschiedenen Ansichten gezeichnet. Nach MALLORY färbte es sich leuchtend rot, war völlig klar durchsichtig wie Gelatine; nur im Innern wies es stark lichtbrechende Körnchen auf, die zuweilen gröber (Fig. 9a, b), zuweilen feiner sein konnten (Fig, 9c, d). Nach HEIDENHAIN war es homogen grau gefärbt (Fig. 9e). Auf ungefärbten, nur mit Osmiumsäure gebräunten Totalpräparaten war es hellgrau und stach deutlich von dem dunkleren Dotterstock bzw. Ei ab (Fig. 9f).

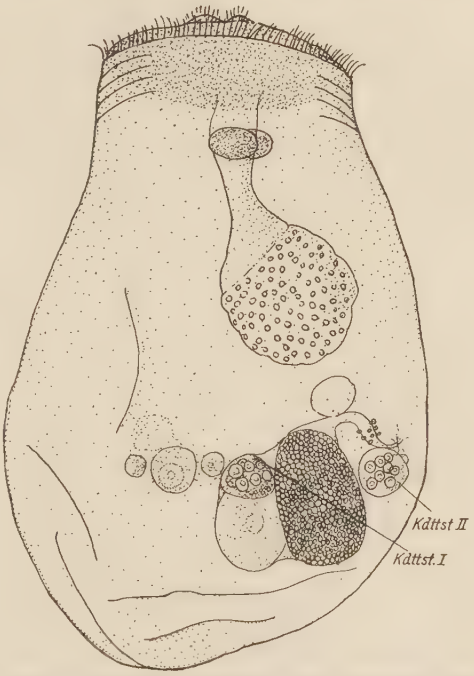


Fig. 10. *Asplanchna priodonta* mit zwei Geschlechtsorganen (etwas schematisch). (Totalpräparat: ZENKER-DELAFIELD, Ok. 1, Obj. 5, LEITZ, verkl. $^3/_4$.)

Wie eingangs erwähnt, gleichen sich die Geschlechtsorgane der heterogonen Rädertiere insofern, als sie unpaar sind. Dieses Verhalten steht im Gegensatz zu den *Bdelloidea*, welche paarige Geschlechtsorgane besitzen.

Schon PLATE (1886, S. 105) wirft die Frage auf, welches Verhalten als das primitive anzusehen ist, und er neigt dazu, die Paarigkeit als den ursprünglichen Typ zu bezeichnen. Steht diese Deutung auch in

guter Übereinstimmung zu den Verhältnissen in andern Tiergruppen (Schnecken, Vögel), so bereitet ihr die Tatsache, daß die *Bdelloidea* in dem Mangel an Männchen entschieden als abgeleitet zu betrachten sind, eine gewisse Schwierigkeit.

In diesem Zusammenhang ist die Fig. 10 von besonderem Interesse. Sie zeigt ein heterogones Rädertier mit zwei Geschlechtsorganen, und zwar eine *Asplanchna priodonta*. Dieses Tier hat gewöhnlich auch nur einen unpaaren Dotter- und Keimstock. Der Befund kann wohl nur als Rückschlagserscheinung gedeutet werden. Dadurch wird die Ansicht Plates, die er an einigen morphologischen Verhältnissen gerade an *Asplanchna*-Arten stützt, noch wahrscheinlicher. Eine endgültige Stellungnahme würde aber erst die Kenntnis über das Verhalten dieses Organs bei der Embryonalentwicklung gestatten. Beobachtungen in dieser Richtung stehen jedoch bislang noch aus.

2. Der Keimstock.

In der Einleitung wurde bereits auf die bedeutsamen Ergebnisse Storchs bei seinen Untersuchungen über den Bau der Ovarien von *Asplanchna priodonta* hingewiesen. Dieser Autor fand bekanntlich, daß miktische und amiktische Weibchen typisch voneinander verschiedene Keimstöcke besitzen. Durch seine Begründung stellt er dieses Ergebnis als ein prinzipielles hin und will es verallgemeinert wissen.

Dies ist bereits von Marinelli an *Brachionus pala* geschehen. Auch bei diesem Tier finden sich zwei unterscheidbare Ovarien, von denen das eine die Charaktere des miktischen, das andere die des amiktischen aufweist. Allerdings sind nach ihm die Unterschiede nicht so eindeutig wie bei *Asplanchna priodonta*. In älteren Stadien ist eine Unterscheidung durch die Kernkappen nicht sicher (S. 150). In den jüngsten Kernen, die diese Gebilde überhaupt nicht aufweisen, ist häufig die Struktur der beiden Kernsorten einander sehr ähnlich (S. 151). Er fügt hinzu: »Eine genaue Betrachtung läßt aber auch hier den Unterschied mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit erkennen.« Trotz dieser Versicherung geht aus der Schilderung hervor, daß die Unterscheidung bei *Brachianus pala* bisweilen unsicher ist.

Die Keimstöcke der von mir behandelten Rädertiere wurden eigens auf diese Frage hin untersucht.

Für *Asplanchna priodonta* konnten die Befunde Storchs bestätigt werden. Es treten bei diesem Tier, ganz so wie Storch dies schildert und abbildet, zweierlei Ovarien in Erscheinung. Allerdings traten in meinen Präparaten auch in den miktischen Ovarien die Kernkappen (Membrankörperchen nach Storch!) recht zahlreich auf, im Gegensatz zu Storchs Schilderung, der eine starke Reduzierung derselben als das für miktische Ovarien typische beschreibt. Das Wichtigste ist, daß bei *Asplanchna priodonta* der Unterschied völlig klar und eindeutig ausgeprägt ist.

Bei *Synchaeta pectinata* ist dieser Unterschied leider viel weniger ausgeprägt. Fig. 11a *Ov* stellt ein amiktisches, Fig. 11b *Ov* ein miktisches Ovarium dar. Eine Unterscheidung nach der inneren Struktur der Kerne ist bei diesem Tier immerhin noch relativ leicht möglich.

Fig. 11. Ovarien von *Synchaeta pectinata*. a) Amiktisches Ovar; b) Miktisches Ovar. (Unverkl. reprod.)

Die Kernkappen im miktischen Ovar sind hier aber derart stark entwickelt, daß in bezug auf diese Bildungen kaum ein Unterschied zu machen ist. In zu schwach oder zu stark gefärbten Präparaten ist die Kernstruktur beider Ovariensorten einander so ähnlich, daß eine sichere Unterscheidung überhaupt nicht mehr möglich ist. Trotzdem ist der Unterschied deutlich da; aber nur auf geeigneten Präparaten einwandfrei zu demonstrieren.

Am schwierigsten lassen sich miktische und amiktische Ovarien bei *Euchlanis triquetra* unterscheiden. Bei diesem Tier sind in beiderlei Keimstöcken die Kernkappen nur wenig entwickelt (Fig. 13a und b). Zudem weisen hier die Kerne der amiktischen Weibchen häufig eine feine innere Struktur auf, wodurch sie den miktischen sehr ähnlich werden. Zwar ist diese Struktur viel feiner als bei den miktischen Weibchen, so daß in geeigneten Präparaten auch hier eine zweifelsfreie Unterscheidung möglich ist. Es gehört aber eine gewisse Übung dazu, und oft ist es in der Tat unmöglich, eine wirklich sichere Entscheidung zu treffen.

Zusammenfassend ist zu bemerken, daß die Befunde Storchs über die Unterscheidung zweier Ovariensorten sowohl von Marinelli für *Brachionus pala*, als auch von mir für *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata* und *Euchlanis triquetra* bestätigt werden konnten. Diese Bestätigungen liefern eine Stütze für die eventuelle Verallgemeinerung dieser Ergebnisse.

Storch hat es bereits unternommen, seine Befunde so auszulegen, daß ein miktisches Ei und sein Kern einem echten Metazoenei gleichzusetzen sei, wodurch es sich erklärt, daß die miktischen Ovozytenkerne nicht in Ruhe sind, sondern ein Spiremstadium aufweisen. Von den amiktischen Ovocyten sagt er, daß sie gleichsam »nur in bezug auf ihren Zelleib« ein Ei seien, indem der Kern im Ruhezustand ist, ein Verhalten, daß nur Kernen von Somazellen, nicht aber von Fortpflanzungszellen zukommt. Darauf gründet sich der für uns sichtbare Unterschied.

Durch die neuerdings veröffentlichten Untersuchungen von Nachtwey (1925) scheint auch die weitgehende Chromatin-Armut der amiktischen Kerne eine Erklärung gefunden zu haben. Dieser Autor beobachtete nämlich eine Chromatinauswanderung aus ganz jungen Ovocytenkernen von *Asplanchna priodonta*. Er bringt diese Beobachtung wohl mit Recht in Beziehung zur Bildung der chromatischen Kernkappen der amiktischen Eier. Es gab auch Kerne, allerdings eine geringe Anzahl, die auf denselben Stadien diese Auswanderung nicht aufwiesen. Die wenigen Ausnahmen deutet er als junge miktische Kerne (S. 277—282). Die Unterschiede der Kerne fertiger Ovarien konnte Nachtwey auch bestätigen.

B. Die Ernährung des Rädertiereies.

1. Vorbemerkungen.

Wenn ein Ei gebildet werden soll, so trennt sich eine Ovocyte vom Ovarium los und beginnt zu wachsen. Ihre Nahrung erhält sie in unverkennbarer Weise vom Dotterstock. Darüber, wie die Nährstoffe vom

Dotterstock in das Ei übertreten, hat man bisher noch nicht ins Klare kommen können, und die Meinungen sind sehr geteilt.

Bevor Plate (1884) als erster das Geschlechtsorgan der Rädertiere als einen Keimdotterstock erkannte und feststellen konnte, daß das mächtige, sofort in die Augen springende Gebilde der Dotterstock sei, dem der Keimstock als kleine Kappe aufsitzt, sprach man das ganze Gebilde als Ovarium an. Eckstein (1883) stellt sich damals die Bildung des Eies so vor (S. 424), »daß sich ein Teil des feinkörnigen, protoplasmatischen Inhaltes des Eierstockes von der übrigen Masse abtrennt und um sich eine feine Haut differenziert. So ist das Ei fertig.« Noch vor ihm faßte Ludwig (1874) in einem kritischen Sammelreferat den damaligen Stand der Kenntnisse über diese Frage zusammen. Die Bildung des Eies schildert er wie Eckstein und meint, »daß bei den Rotatorien die Dotterelemente in der Eizelle selbst erzeugt werden« (S. 90).

Nach der grundlegenden Arbeit Plates über die wahren Strukturverhältnisse des Geschlechtsorganes ist es Gegenstand vieler Betrachtungen gewesen, wie wohl das anfangs winzig kleine Ei in relativ so kurzer Zeit zu der enormen Größe heranwachsen kann, die es bei der Ablage hat.

Daß das Wachstum auf Kosten des Dotterstockes geschieht, kann leicht gesehen werden, da dieser während der Bildung eines Eies sichtlich kleiner wird. Bei der Bildung eines Dauereis geht die Inanspruchnahme des Dotterstockes so weit, daß von ihm nur ein Haufen Kerne mit ganz wenig Plasma übrig bleibt. Trotzdem bleibt der Dotterstock restitutions- und funktionsfähig, wie oben gezeigt werden konnte.

Es fragt sich nunmehr, in welcher Weise der Übertritt des Dottermaterials in das Ei erfolgt. Bei den älteren Autoren war die Meinung über diesen Punkt verhältnismäßig einheitlich. Da keine direkte Verbindung vom Dotterstock zum Ei aufgefunden werden konnte, so war man der Ansicht, die Ernährung erfolge auf dem Wege der Diffusion. Man stellte sich den Vorgang so vor, daß die festen Dotterteilchen verflüssigt würden und in diesem Zustand durch Osmose in das Ei überträten (z. B. Plate 1884, 1886, 1888). Tessin, der fast gleichzeitig mit Plate die richtige Trennung zwischen Dotterstock und Ovarium entdeckte, läßt die Frage der Art der Ernährung des Eies offen, hält aber Plates Ansicht, daß Diffusion stattfinde, für das wahrscheinlichste. In gleicher Weise äußert sich Zelinka (1886, S. 124). v. Erlanger und Lauterborn (1897) sprechen von Diffusionsströmungen im Ei, deren Vorhandensein von Mrázek (1897) jedoch bestritten wird (S. 5).

Überall ist außer dem Fehlen einer direkten Verbindung zwischen Dotterstock und Ei für die zitierte Meinung angeführt worden, daß sich das heranwachsende Ei dem Dotterstock mit breiter Basis anschmiegt. Man sah dies als eine Einrichtung an, die die Diffusionsfläche möglichst vergrößert (vergl. hierzu Fig. 2 b).

Der erste Autor, der eine direkte Verbindung zwischen Dotterstock und Ei feststellte, war Lenssen (1898), und zwar bei *Hydatina senta*. Er widmet der Eibildung ein längeres Kapitel, worin er sie in Phasen einteilt. Nach ihm tritt das Ei zur Zeit der »dévoloppement rapide« in direkte Verbindung zum Dotterstock, der eine Art Fortsatz in das Ei entsendet (s. vor allem Pl. II, fig. 32). Später isoliert es sich wieder, so daß der Dotterübertritt auf direktem Wege nach Lenssen nur in einer relativ kurzen Zeit geschieht, auf diesem Stadium aber im Gegen-

satz zu früheren Autoren vom Dotterstock her geformte Partikelchen in das Ei gelangen.

Diese positive Angabe von Lenssen ist nicht bestätigt, sondern im Gegenteil bestritten worden (z. B. Gast 1900, S. 42).

Hirschfelder (1910) spricht sich infofern für die Ansicht Lenssens aus, als auch er »in einem gewissen Stadium die Begrenzung des Eies eine Strecke weit undeutlich« werden sieht, »so daß an dieser Stelle eine Trennung zwischen dem letzteren und dem Dotterstock nicht mehr zu sehen ist« (S. 12). Es muß dahingestellt bleiben, ob damit tatsächlich eine Bestätigung der Befunde Lenssens ausgedrückt ist. Denn einmal ist die Membran zwischen den beiden in Wechselbeziehung stehenden Gebilden äußerst zart und daher oft streckenweise kaum nachweisbar, auch wo alles für ihr Vorhandensein spricht; anderseits aber spricht Lenssen von einer Art Fortsatz, der in das Ei ragt, dessen Vorhandensein Hirschfelder ausdrücklich in Abrede stellt.

Die einzige wirkliche Bestätigung haben die Befunde Lenssens durch Lange (1913/14) gefunden. Dieser Autor sah bei *Asplanchna priodonta*, »daß auf einem gewissen Stadium der Eibildung die Membran zwischen Dotterstock und Ei tatsächlich schwindet, und der Dotter in breitem Strom direkt in das Ei übertritt, so daß sehr wohl von einer Art Fortsatz gesprochen werden kann, den der Dotterstock in das Ei entsendet«. Auch er ist ganz im Sinne Lenssens der Meinung, daß dieses Stadium nur kurze Zeit dauert (S. 277).

Nach dieser Bestätigung sprechen sich in den neueren Arbeiten die Autoren wiederum gegen das Vorhandensein einer direkten Verbindung aus (Storch, Marinelli). Beide greifen wieder auf die Theorie des Übertrittes der Substanzen auf dem Wege der Diffusion zurück. Storch führt zugunsten dieser Ansicht die Beobachtung an, daß die Dotterkörner im Ei seiner Meinung nach eine andere Struktur haben als im Dotterstock, wenngleich dieser Unterschied auch nicht faßbar sei.

Nachtwey (1925) spricht sich von neuem für eine direkte Verbindung zwischen Dotterstock und Ei aus. S. 252 lesen wir: »Die äußere Membran der Ovocyte, welche auf allen früheren Stadien des Wachstums allseits von distinkter Beschaffenheit war, ist während der Reifeteilung an der Berührungsfläche von Ei und Dotterstock stellenweise nicht mehr nachzuweisen (Taf. VI, Fig. 3).« Aus den Worten ist zu entnehmen, daß an mehreren Stellen eine Ruptur der Membran vorliegen soll. Auf der zitierten Figur ist überhaupt keine Membran eingezeichnet. Weder auf der Fig. 3 noch aus der Darstellung ist der Dotterübertritt, den Lenssen in Form eines Fortsatzes zeichnet (was Lange als berechtigt bestätigt) zu ersehen. Ich kann daher nicht finden, daß Lange die Nachtweyschen Befunde »bestätigt« (Nachtwey, S. 256), und bin vielmehr der Überzeugung, daß für sie das oben für die Darstellung Hirschfelders Gesagte in noch erhöhtem Maße zutrifft.

2. Die Verbindung zwischen Dotterstock und Ei.

Aus der kurzen historischen Übersicht ergibt sich, daß die Frage, auf welchem Wege das Ei vom Dotterstock ernährt wird, bisher noch nicht gelöst ist, und daß verschiedene Ansichten darüber nebeneinander vertreten werden.

Einen Teil meiner Untersuchungen an Rädertieren habe ich auch speziell dieser Frage gewidmet und bin bei vier verschiedenen Rotatorien zu einem übereinstimmenden Resultat gekommen, das ich im folgenden mitteilen möchte.

Ich beginne mit *Asplanchna priodonta*, die die einfachsten Verhältnisse zeigt. Fig. 12 stellt einen Schnitt durch die Stelle dar, wo sich Dotterstock, Ei und Ovarium berühren. Man sieht deutlich einen breiten Spalt in der Ei und Dotterstock trennenden Membran (*Nk*). Gleichzeitig bemerkt man, wie die Membran an den Rändern ein Stück in das Ei umgebogen ist. Es hat den Anschein, als ob der Dotterstrom die freien Enden des entstandenen Loches mit sich gerissen und in der Strömungsrichtung verbogen hätte. Man kann daher bei *Asplanchna priodonta* in der Tat mit vollem Recht von einem Fortsatz sprechen, der vom Dotterstock in das Ei ragt. Die Übereinstimmung dieser Abbil-

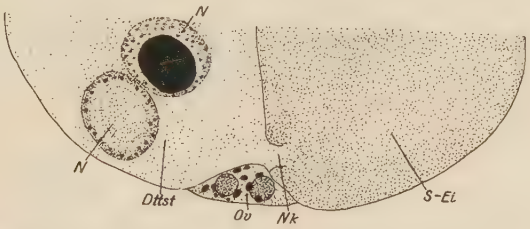


Fig. 12. Nährkanal vom Dotterstock zum Ei bei *Asplanchna priodonta*. (Verkl. 3/4.)

dung mit der Fig. 23, Taf. I, die Lenssen gibt, ist sehr weitgehend, und man darf wohl annehmen, daß die Verhältnisse bei *Hydatina senta* sehr viel Ähnliches mit denen von *Asplanchna priodonta* haben. Den Dotterstrom selbst zeigt dieses Präparat leider nicht besonders deutlich, da das Plasma des Eies und des Dotterstockes sehr ähnlich strukturiert und gefärbt sind. Überhaupt sind die Verhältnisse bei *Asplanchna priodonta* relativ am wenigsten deutlich ausgeprägt. Ich habe nur verhältnismäßig wenige eindeutige und klare Bilder in meinem reichen Schnittmaterial. Ob die Seltenheit dieses Stadiums tatsächlich auf der kurzen Dauer der bestehenden Verbindung beruht, wie Lange (S. 277) dies vermutet, möchte ich nicht entscheiden. Es gibt bei anderen Rädertieren Anzeichen dafür, daß die Kommunikation durchaus von längerer Dauer ist (s. unten *Synchaeta pectinata*). Es mag daher das häufige scheinbare Fehlen dieser Verbindung vielmehr auf die schwere Nachweisbarkeit dieser bei *Asplanchna priodonta* äußerst zarten Verhältnisse zurückgehen. Lange ist durch die Darlegungen Lenssens zu dieser Annahme gekommen, der bei *Hydatina senta* festgestellt zu haben meint, daß

nur auf einem zeitlich eng umgrenzten Stadium Dotterstock und Ei in direkter Verbindung stehen. Für Dauereier gibt dieser Autor jedoch zu, daß sie schon sehr frühzeitig mit dem Dotterstock in offene Verbindung treten und diese erst sehr spät aufgeben (S. 445).

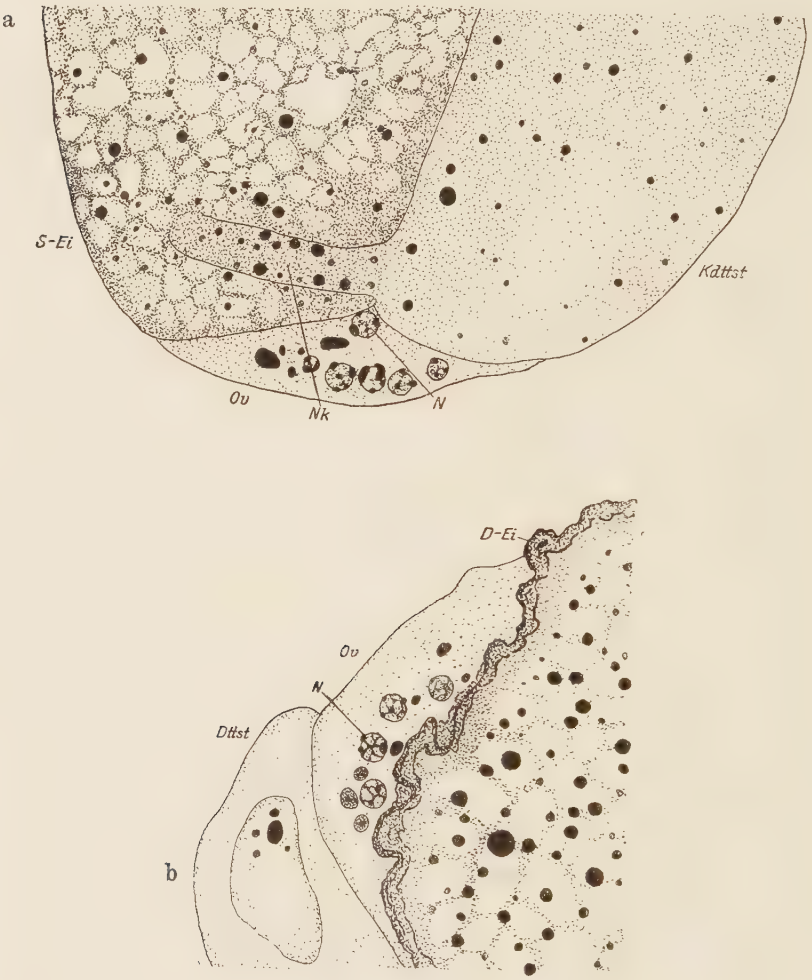


Fig. 13. Ovarien von *Euchlanis triquetra*. a) Amiktisches Ovar. (*Nk*) Nährkanal vom Dotterstock zum Ei. b) Miktisches Ovar. (Verkl. 3/4.)

Dieser bei *Asplanchna priodonta* nur angedeutete, der Ernährung dienende Zapfen vom Dotterstock zum Ei ist nun bei *Euchlanis triquetra* von einer sehr bedeutenden Größe. Wie Fig. 13a *Nk* zeigt, ragt er tief in das Innere des Eies hinein. Im Innern des Fortsatzes befindet sich ein

Plasma, welches dem des Dotterstockes in bezug auf die Struktur und die Einschlüsse gleicht; nur ist es ein wenig dunkler.

An der Spitze ist der Zapfen offen, und an diesem Punkte gehen Dotterstock- und Eiplasma direkt ineinander über. An den übrigen Stellen ist eine deutlich doppelt konturierte Membran zu sehen, die den Zapfen umgibt, und es kann wohl kein Zweifel sein, daß sie die Eimembran ist, die entweder durch Druck vom Dotterstock her oder durch Zug vom Ei aus eine tiefe Delle gebildet hat. Man kann auf dieser Abbildung förmlich die Wanderung der Dotterkügelchen vom Dotterstock aus durch den Zapfen ins Ei verfolgen. Bemerkenswert ist, daß auch hier dieser Nährkanal in unmittelbarer Nähe des Ovariums sich vorwölbt.

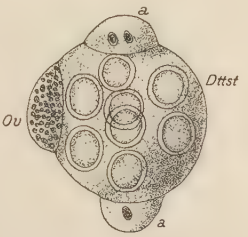


Fig. 14. Keimdotterstock von *Synchaeta pectinata*. (Totalpräparat: FLEMMING-Pikrokarmin. Ok. 4, Imm. 1/12, verkl. 1/2.)

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei *Synchaeta pectinata*. Bei diesem Tier kann der Fortsatz eine ganz ungewöhnliche Länge

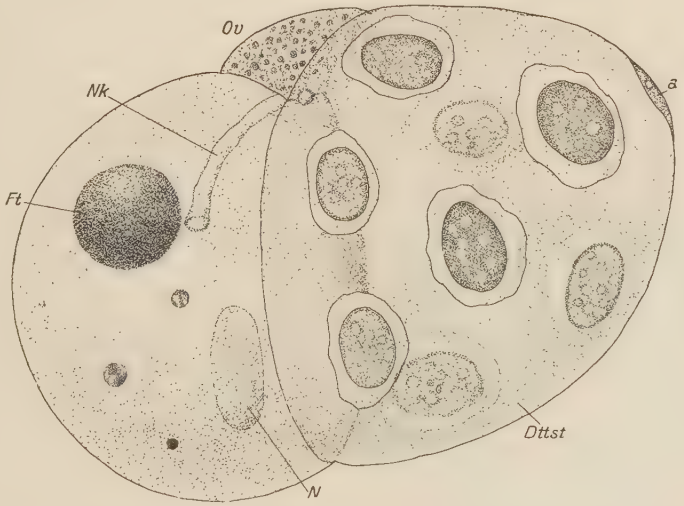


Fig. 15. Dotterstock, Ovarium und Subitanei von einer ausgewachsenen *Synchaeta pectinata*. (*Nk*) Nährkanal vom Dotterstock zum Ei. Im Ei Zerfall des Fettropfens (*Ft*). (Totalpräparat: FLEMMING-Pikrokarmin. (Vergr. wie Fig. 14.)

erreichen, wie Fig. 15 und 16 *Nk* zeigt. Auf Schnitten sieht man auch hier wieder, daß es sich nicht etwa nur um einen Plasmastrom handelt, der vom Dottersack in das Ei fließt, wie LANGE (S. 277) die Verhältnisse bei *Asplanchna* zu deuten suchte, sondern daß ein mit einer Membran

umgebener Zapfen vorhanden ist (Fig. 16 *Nk*). Das wird besonders deutlich, wenn in einem Präparat Schrumpfungen vorhanden sind. Es kann dann vorkommen, daß das Ooplasma sich von der Wand des Fortsatzes stellenweise loslöst, so daß die selbständige Natur des Zapfens im Ei und seine feste, membranöse Abgrenzung völlig klar zu sehen ist.

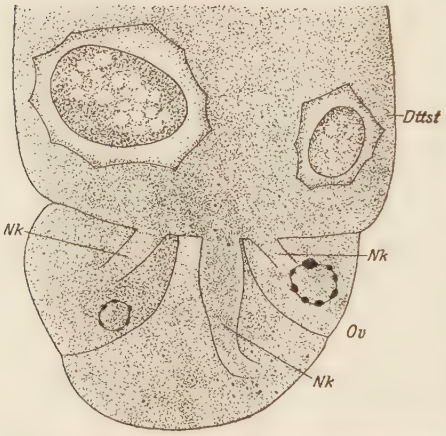


Fig. 16. Drei Nährkanäle von *Synchaeta pectinata*. (Dreifachfärbung nach MALLORY, verkl. 3/4.)

Auch bei *Polyarthra platyptera* konnte ich prinzipiell völlig gleiche Verhältnisse feststellen. Wie Fig. 17 *Nk* zeigt, geht auch bei diesem Tier vom Dotterstock in der Nähe des Ovariums ein Zapfen tief ins Eiinnere. Auf diesem Schnitt hat der Dotterstock gegenüber dem Ei ein sehr dunkles Plasma. Dadurch tritt bei dieser Abbildung der Fortsatz sehr deutlich im Ei hervor. Seine Abgrenzung gegen das Eiplasma hingegen ist nicht so eindeutig als Membran zu identifizieren, wie es bei den bisher besprochenen Rädertieren der Fall war. Aber es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß hier andere Verhältnisse vorhanden sind. Die scharfe Begrenzung und die Formkonstanz dieses Gebildes bei verschiedenen Eiern der gleichen Tierform macht es hingegen sehr wahrscheinlich, daß auch bei *Polyarthra platyptera* ein die Eimembran eindellender Fortsatz des Dotterstockes zum Zwecke des Dotterübertrittes in das Ei vorragt.

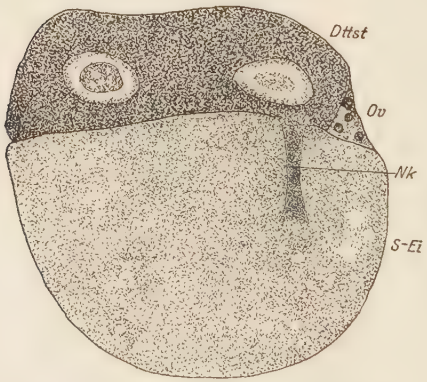


Fig. 17. Dotterstock, Ovarium und Subitanei von *Polyarthra platyptera*. (*Nk*, Nährkanal, verkl. 3/4.)

Aus den hier gegebenen Abbildungen und auch aus den Figuren von LENSSEN geht hervor, daß dieser eigenartige Fortsatz stets ganz in der Nähe des Ovariums vom Dotterstock ausgeht. Diese Erscheinung ist kein Zufall, sondern sie findet ihre Erklärung in der Entstehung und Entwicklung des Zapfens. Wie

Fig. 16 zeigt, welche einen Schnitt durch drei sich entwickelnde Eier darstellt, ist jedes von diesen mit einem solchen Fortsatz versehen. Es ist daher sehr naheliegend, anzunehmen, daß diese direkte Verbindung schon sehr frühzeitig vorhanden ist. Das Ei wächst dann aus, indem es, sich dem Dotterstock eng anschmiegend, an dem dem Ovarium abgewandten Pole sich verlängert. Der Fortsatz jedoch bleibt in unmittelbarer Nähe des Ovariums liegen, wo wir ihn auch stets antreffen. Da auch auf Lenssens Abbildungen der Nährkanal in unmittelbarer Nähe des Ovariums liegt (s. Taf. I, Fig. 32), ist es wahrscheinlich, daß die Verbindung auch bei den Subitaneiern von *Hydatina senta* schon auf ganz jungem Stadium eingegangen wird. Lenssen ist dies scheinbar nur entgangen, während er es für Dauereier, wie oben erwähnt, bereits festgestellt hat.

Es kann gegenwärtig keinem Zweifel mehr unterliegen, daß bei den Rädertieren eine direkte Ernährung des Eies durch den Dotterstock in Form eines Übertrittes fester geformter Partikel auf einem morphologisch erkennbarem Wege vorkommt.

Nunmehr erhebt sich die Frage, auf welchen Einfluß die Entstehung jenes seltsamen Fortsatzes zurückgeht. Da er eine Bildung des Dotterstockes darstellt, liegt es nahe, zwischen den Kernen dieses Organs und der Ausbildung des Ernährungsfortsatzes eine Beziehung anzunehmen. Trotz eigens darauf gerichteter Untersuchungen, aus Lage oder Form der Kerne eine Handhabe zur Entscheidung dieser Frage zu ermitteln, konnte keine Beobachtung gemacht werden, die diese Vermutung stützte. Zwar sind die Kerne des Dotterstockes in unverkennbarer Weise an der Dotterbereitung beteiligt, was sich in Gestaltsveränderungen und Oberflächenvergrößerung durch Pseudopodienbildung bei *Synchaeta* (Fig. 12a 16, 18), im Auftreten körniger Strukturen im Bereich des hellen Kernhofes um den chromatischen Nucleolus bei *Asplanchna* (Fig. 12) kundgibt; aber eine sichtbare Beziehung zur Aussendung des Zapfens in das Ei haben diese Veränderungen im Kerne nicht.

Es wäre nun auch denkbar, daß das Ei aktiv eine schlauchförmige Delle bildet und das Plasma des Dotterstockes passiv nachgesogen wird. In diesem Falle würde eine Beteiligung des Eikernes zu vermuten sein. Leider förderten auch dahingehende Untersuchungen kein Ergebnis zutage; es ergab sich im Gegenteil, daß der Eikern stets weit entfernt und offenbar ganz unbeteiligt im Ei lag. So ist auch auf fast keinem der abgebildeten Schnitte der Eikern sichtbar. Er lag gewöhnlich zwei bis fünf Schnitte höher oder tiefer. Es muß daher, weil auch andre erkennbare Einflüsse nicht beobachtet wurden, die oben aufgeworfene Frage nach der Entstehung dieses Fortsatzes noch unbeantwortet bleiben.

C. Die Eireifung.

1. Die Struktur des Eies.

Die Untersuchungen Lenssens betreffs des Eiwachstums beschäftigen sich besonders mit der Umwandlung der Dotterstruktur in der Ovocyte. In kurzen Worten stellt dieser Autor fest, daß das junge Ei ein homogenes, feinkörniges Plasma besitzt. Je älter das Ei wird, um so gröber werden die Dotterkugeln. Im ausgebildeten Ei ist die Struktur des Eiinhaltes grobkörnig und vacuolig.

Für die Eier von *Euchlanis triquetra* (Fig. 13a und b; Taf. IV, Abb. 6d, 7b) und *Asplanchna priodonta* (Taf. IV, Abb. 1a—e, 3—5 und 2) gilt das von Lenssen für *Hydatina senta* Gesagte ebenfalls, wenn auch in beschränktem Maße.

In dieser Hinsicht abweichende Verhältnisse bieten *Synchaeta pectinata* und *Polyarthra platyptera*. Beide Formen haben Eier, in die im Normalfall je ein großer Fettropfen eingeschlossen ist. Beim Heranwachsen des Eies vergrößert sich gleichzeitig auch der Fettropfen. Der Dotter des Eies bleibt dabei relativ fein, so daß ein älteres Ei von *Synchaeta pectinata* sich sehr erheblich von einem *Euchlanis*-Ei gleichen Alters unterscheidet (Fig. 19 und 20). Diese Angabe steht im Gegensatz zu der Abbildung Storchs (Taf. 18, Fig. 98). Ich kann nur feststellen, daß mir nie ein Ei von *Synchaeta pectinata* vorgekommen ist, welches eine der Storchschen Abbildung entsprechende Struktur besaß. Ich bin daher geneigt, anzunehmen, daß dieser Autor sich bei der Bestimmung des betreffenden Tieres geirrt hat, was ja leicht geschehen konnte, da das Tier nach Schnittpräparaten identifiziert wurde.

Wie Fig. 15 und 19 zeigen, geht der Fettropfen bei *Synchaeta pectinata* in späteren Stadien allmählich einer Auflösung entgegen. Im Gegensatz dazu ist er bei *Polyarthra platyptera* noch auf vorgerückten Embryonalstadien erhalten. Seine Bedeutung liegt wohl neben derjenigen der Ernährung auch in der Verringerung des specifischen Gewichtes zur Erhöhung der Schwebefähigkeit.

2. Der heutige Stand der Eireifungs-Frage.

Die älteren Arbeiten über die Vorgänge im reifenden Rädertierei behandeln fast ausschließlich die Fragen über die Zahl der Chromosomen und Richtungskörper bei den verschiedenen Eisorten. So wird bei ihnen fast nichts oder doch nur außerordentlich wenig über die für Eikerne typischen Stadien der Chromatinreifung gesagt.

Die ersten ausführlichen Arbeiten über dieses Gebiet sind erst in allerneuester Zeit erschienen. 1924 arbeiteten Storch an *Asplanchna priodonta*, Tauson an *Asplanchna intermedia* und 1925 Marinelli an *Brachionus pala*.

Wie oben bereits erwähnt wurde, ist es Storch gelungen, einen Unterschied zwischen den Ovarien der beiden Weibchensorten bei *Asplanchna priodonta* ausfindig zu machen. Für die beiden Eisorten stellte dieser Autor gleichzeitig fest, daß ihre bereits im jungen Zustand voneinander verschiedenen Kerne auch in ihrem ganzen weiteren Verhalten sich typisch voneinander verschieden verhalten. Der Unterschied ist dadurch gegeben, daß die Kerne der miktischen Eier sich wie echte Eikerne verhalten und somit die gleichen Reifungsstadien wie diese durchlaufen, während die Kerne der amiktischen Eier sich durch eine kurze atypische Prophase in ihrem Verhalten demjenigen einer Somazelle nähern. Nur ihre Wanderung an die Peripherie der Eizelle und die Ausbildung einer Richtungsspindel lassen sie von Somakernen unterscheiden. Zwar sind diese Ergebnisse an Totalpräparaten gewonnen. Jedoch die von Storch verwandte Methode der Herstellung liefert so ausgezeichnete Bilder, daß sie innerhalb der Totalpräparaten im allgemeinen gesteckten Grenzen durchaus zuverlässig sind. Mir war es sogar möglich, auf in gleicher Weise hergestellten Präparaten in der Spindel die Chromosomen mit aller Deutlichkeit als Schleifen zu erkennen, während Storch sie nur als lichtbrechende Punkte abbildet.

Über die feineren Prozesse im Kern bei der Reifung des Eies berichtet Storch, daß der sich in Ruhe befindliche Kern wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme wächst. Er bildet dabei ein Gerüstwerk in seinem Innern aus, das immer lockerer wird. Durch weitere Aufnahme von Flüssigkeit wird der Kern in eine hyaline Randzone und einen aus dem Netzwerk bestehenden scharf umrissenen Binnenkern geschieden (S. 345). Der Kern erreicht die Peripherie, noch ohne Chromosomen ausgebildet zu haben. Erst in dieser Lage an der definitiven Stelle, wo die Spindel ausgebildet werden soll, tritt die Prophase, d. h. die Ausbildung der Chromosomen auf. Die dazu gehörige Sphäre mit Strahlung liegt abseits. Die nunmehr gebildete Spindel hat, wie v. Erlanger und Lauterborn bereits festgestellt haben, die Form eines Kegels. Die Spindel ist intranucleär. Eine Telophase bildet Storch nicht ab. Nach Ausstoßung des plasmaarmen Richtungskörpers wandert der Kern in die Eimitte zurück und schreitet zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Im selben Jahre erschien eine Arbeit von Tauson (1924) über *Asplanchna intermedia*. Dieser Autor hat in gleicher Richtung Untersuchungen angestellt, aber im Gegensatz zu Storch hat er nur an Schnittpräparaten gearbeitet. Seine Studien sind vorwiegend der Entwicklung des Männcheneies (miktischen Eies) gewidmet; aber in einer längeren Ausführung befaßt er sich auch mit dem amiktischen Ei und bildet von dessen Kern eine Entwicklungsreihe ab (Fig. 53 *1—5*, 54, 55, 56 ff.).

Vergleichen wir das Prinzipielle seiner Ergebnisse über die Reifungsprozesse des amiktischen Eies mit denen Storchs, so können wir zum Teil eine große Übereinstimmung konstatieren. Er sagt (S. 74): »Die Vorbereitungsstadien der Reifung der weiblichen parthenogenetischen Eier gehen etwas vereinfacht vor sich im Vergleich zu diesen Prozessen an männlichen Eiern. Sie stehen den Vorgängen, welche vor der Furchung in den männlichen Eiern vor sich gehen, näher«. Auch zeitlich macht sich nach ihm diese Vereinfachung in einer kürzeren Dauer bemerkbar. Seine Schilderung stimmt somit für die Anfangsstadien mit der Darstellung Storchs überein.

Für die späteren Stadien aber spricht Tauson von einem »deutlichen Spirem«, das erst kontinuierlich ist, später in eine große Menge Schleifen zerfällt.

Diese Abschnitte verkürzen sich später. Über die Lage des Kernes während dieser Prozesse macht der Autor leider keine Angaben. Man darf aber wohl annehmen, daß sie während der gleichzeitigen Wanderung des Kernes an die Eiperipherie verlaufen und nicht, daß zur Zeit des ganzen Ablaufes der Kern bereits an der Peripherie liegt.

Zwei Differenzen ergeben sich beim Vergleichen der Schilderung dieser beiden Autoren. Zunächst stellt Storch die Ausbildung eines »Binnenkörpers« in späteren Stadien fest, den Tauson nicht gefunden hat; dann spricht Tauson von einer ausgedehnten Prophase mit allmählicher Ausbildung von Chromosomen, während Storch von einem kurzen Prophasestadium berichtet.

Gerade die letztere Differenz erweist sich bei näherer Betrachtung nur als Meinungsverschiedenheit, insofern übereinstimmende Befunde verschieden gedeutet werden. Denn auch Storch hat Veränderungen in der Kernstruktur feststellen können, die während dessen Wanderung an die Peripherie verlaufen. Er spricht ihnen aber im Gegensatz zu Tauson nicht die Bedeutung von Prophasestadien im Sinne einer Art Chromatinreifung zu.

Im gleichen Sinne spricht sich auch Marinelli aus, der bei *Brachionus pala* ähnliche Kernbilder gesehen hat, ihnen aber nicht nur die Spiremstruktur abspricht, sondern in ihnen sogar nicht einmal eine fortschreitende Konzentration des Spirems feststellen konnte (S. 154, Anm. 1). Auch er vertritt die Ansicht, daß die eigentlichen Prophasestadien im Kern erst an Ort und Stelle an der Peripherie verlaufen.

Über die Spindel selbst ist die Meinung bei allen Autoren völlig einheitlich. Jeder beschreibt ihre Form als aberrant, indem der eine Pol abgeplattet der Eimembran aufliegt, wodurch sie die Form eines Kegels erhält.

Die Stadien nach der Abschnürung des Richtungskörpers sind für unsere Betrachtung nicht von besonderem Interesse. Tauson und Storch berichten übereinstimmend, daß nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers der Kern in die Eimitte wandert und mit der ersten Furchungsteilung beginnt.

Fassen wir kurz die Ergebnisse der bisherigen Autoren zusammen, so zeigt sich, daß die Prozesse im Kern der Vorbereitung zur Abschnürung eines Richtungskörpers beim amiktischen Ei ganz atypisch verlaufen, daß die Vorgänge große Ähnlichkeit mit denen in somatischen Zellkernen zu haben scheinen, daß es aber ungewiß ist, ob eine allmähliche Verdichtung des Chromatins stattfindet oder nicht.

Hier setzen meine Untersuchungen ein, die an *Euchlanis triquetra*, *Synchaeta pectinata* und *Asplanchna priodonta* angestellt wurden. Aus dem Gesagten ergeben sich zwei Fragen als wesentlichste Betrachtungspunkte:

1. Welche Struktur haben die Kerne der amiktischen Eier vor und während der Reifungsteilung?

2. Zu welchem Zeitpunkt beginnen bei den amiktischen Eikernen die eigentlichen als Prophase zu bezeichnenden Prozesse?

3. Die Reifungsprozesse im amiktischen Ei.

Beginnen wir unsre Betrachtung mit *Asplanchna priodonta*, da bei diesem Tier die Verhältnisse am klarsten liegen.

Die jüngsten Stadien der Eikerne finden wir im Ovar (Taf. IV, Abb. 1b *Ov*). Die Kerne haben einen homogenen, gegen das umgebende Plasma dunkel erscheinenden Inhalt. Von irgendeiner chromatischen Figur ist nichts zu bemerken. Außen sitzen ihm die Kernkappen auf (Taf. IV, Abb. 1b *Kk*).

Wenn ein Ei sich bildet, löst sich ein Kern mit etwas Plasma aus dem Verband des Ovariums los, und es beginnt nur der, für das gleiche Tier von Storch und Nachtwey bereits beschriebene Prozeß des Wachstums von Zelle und Kern. Ein solches Ei zeigt Taf. IV, Abb. 1a. Der Kern hat bereits an Größe zugenommen. Im Innern hat er keinerlei Veränderungen erfahren. Der Zerfall der Kernkappen und die Wanderung deren Bruchstücke ins Plasma hat begonnen. Im Verlauf der nächsten Wachstumstadien bleibt die Färbbarkeit des Kernes noch relativ groß, so daß er im Vergleich zum Plasma dunkel erscheint. Nach meinen Beobachtungen ist ein solches Verhalten für diese Stadien direkt charakteristisch. Die jetzt sehr kleinen Bröckchen der ehemaligen Kernkappen liegen dem Kern eng an (Taf. IV, Abb. 1b *S-Ei*).

Beim weiteren Größerwerden beginnt sich nunmehr im Kern eine blasse, unregelmäßige Struktur auszubilden, indem die bisher homogen verteilte, färbbare Substanz sich zu breiten, zackigen Fäden verdichtet. Die zwischen diesen Fäden befindliche Masse ist ganz hell, so daß der Kern als Ganzes jetzt heller erscheint als das umgebende Plasma (Taf. IV, Abb. 1c). Die Zerfallsprodukte der Kernkappen wandern weiterhin ins Plasma ein, wo sie sich wohl auflösen.

Im weiteren Verlauf des Wachstums verläßt der Kern seine mehr oder minder zentrale Stellung und wandert an die Peripherie. Dabei verdichtet sich die färbbare Substanz mehr und mehr, wodurch die fädige Struktur ausgeprägter wird, indem ihre Elemente sich verschmälern (Taf. IV, Abb. 1d). Die letzten Reste der Kernkappen sind als verschwindend kleine dunkle Pünktchen in seiner Umgebung noch zu sehen.

Vergleichen wir diesen Kern mit entsprechenden Bildern von *Asplanchna intermedia* (Tauson, Taf. III, Fig. 53, *2—3*), so fällt sofort auf, wie dort auf dem fast gar nicht gefärbten Netzwerk längliche, stark chromatische Gebilde liegen, von denen bei *Asplanchna priodonta* nichts zu bemerken ist. In dieser Hinsicht scheinen sich also die beiden Tiere voneinander sehr zu unterscheiden. Die zutreffendste Deutung ist wohl die, daß auf diesem Stadium bei *Asplanchna priodonta* das eigentliche

Chromatin noch äußerst fein im achromatischen Netz verteilt ist, so daß dessen Fäden eine graue Färbung aufweisen, während bei *Asplanchna intermedia*, wo das achromatische Netz kaum sichtbar ist, das Chromatin sich bereits zu dichteren Klumpen und länglichen Gebilden verdichtet hat.

Je mehr sich der Kern der Peripherie des Eies nähert, um so feiner werden die Fäden (Taf. IV, Abb. 1e). An der Verteilung des Chromatins ändert sich dabei nichts.

In diesen Stadien wäre bereits die Verdichtung der aufgetretenen, fädigen Strukturen zu einem Binnenkörper zu erwarten, der von einer hellen Randzone umgeben ist, wie dies Storch angibt. Ich muß hierzu bemerken, daß ich weder auf den nach Carnoy 1 : 3 hergestellten Totalpräparaten noch auf irgendeinem Schnitte eine solche homogene helle Randzone im Kern angetroffen habe. Auf Totalpräparaten macht es wegen der optischen Überlagerung und vielleicht auch infolge einer geringen Verdichtung nach innen den Eindruck, als sei außen die erwähnte helle Zone vorhanden. Es war mir aber stets möglich, die Konstruktur bis an die Kernmembran zu verfolgen. Die Schnittpräparate bestätigten diese Befunde. Ich finde mich damit in Übereinstimmung mit Tausons Abbildungen bei *Asplanchna intermedia* und denen von Marinelli bei *Brachionus pala*. Der letztere gibt allerdings für die ganz jungen Ovocyten einen deutlich entwickelten Binnenkörper an (S. 149) und bildet solche Kerne auch ab (Taf. I, Fig. 1 und 2). Aber in den »Kernen aus Eiern, die sich im Wachstumsstadium befinden« (Marinelli, Fig. 6 und 7) vermissen wir einen Binnenkörper, während dieser nach Storch gerade in solchen Stadien sehr deutlich ausgebildet sein soll. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß möglicherweise Schrumpfungserscheinungen die Ursache für das Auftreten des Binnenkörpers in den Präparaten von Storch sind, und daß dieser in Wirklichkeit auch bei dieser Form nicht zur Ausbildung gelangt. Mir ist jedenfalls in keinem meiner Schnitt- und Totalpräparate ein scharf umgrenzter Binnenkörper und die helle Randzone aufgestoßen.

Taf. IV, Abb. 1f und g zeigen zwei Kerne auf einem späteren Stadium. Hier ist bereits eine größere Deutlichkeit der inneren Struktur des Kernes zu bemerken. Das Chromatin ist auf den Fäden deutlich in Tröpfchen perlschnurartig aufgereiht. Höchstwahrscheinlich haben wir hier ein Stadium vor uns, wie es Tauson, Taf. III, Fig. 54 abbildet. Auch auf dieser Stufe der Entwicklung sind die oben erwähnten Unterschiede zwischen den beiden Tierformen in bezug auf die Verteilung der chromatischen Substanz noch deutlich zu bemerken.

Die hier besprochenen Kerne liegen bereits der Eimembran eng an. Sie befinden sich also an der Stelle, wo sie die Spindel zur Abschnürung des Richtungskörpers ausbilden werden.

Es ist daher an der Zeit, die Frage aufzuwerfen, wie die bisher betrachteten Prozesse zu deuten sind; ob es sich um die Ausbildung eines Spirems handelt und die letzten Bilder vielleicht schon als Chromosomenstadien anzusehen sind. Eine solche Deutung würde sich mit der Meinung Tausons decken.

Zur Beurteilung dieser Frage wird es von Nutzen sein, ein entsprechendes Stadium der miktischen Eier zum Vergleich heranzuziehen. In Taf. IV, Abb. 2 ist ein solches dargestellt. An der Struktur des Eiplasmas erkennen wir sofort, daß es sich um ein Dauerei, also ein miktisches Ei, handelt. Der Kern ist außerordentlich umfangreich. In ihm ist ein dichtes Spiremknäuel ausgebildet, welches eine merkwürdig regelmäßige Form besitzt und oberwärts angeschnitten ist. Das Chromatin tritt mit aller Deutlichkeit und Schärfe in Form eines kräftig gefärbten, homogenen Fadens hervor. Hier kann man nun in der Tat mit Recht von einem »Binnenkörper« sprechen, den das Chromatin bildet, wie es Storch für die amiktischen Eikerne angibt. Nach meinen Beobachtungen besteht jedoch gerade darin ein typischer Unterschied zwischen miktischen und amiktischen Eiern, daß bei den einen das Chromatin schon frühzeitig sich zu einem Knäuel zusammenballt, während bei dem andern die Verteilung homogen und gleichmäßig über den ganzen Kern ist. Auch hier darf ich wieder die Abbildungen Tausons anführen, wo ein Vergleich zu ähnlichen Resultaten führt (miktisch Fig. 13b—d, amiktisch Fig. 53, *1—5*).

Das in Taf. IV, Abb. 2 abgebildete Spiremstadium, verglichen mit dem entsprechend alten Kern der amiktischen Eier (Taf. IV, Abb. 1f, g), läßt nun sofort den Unterschied der Kernstrukturen deutlich in die Augen fallen. Wir sehen daraus ohne weiteres, daß es sich bei dem amiktischen Eikern nicht um ein Spirem oder gar um Chromosomen handeln kann. Diese sind vielmehr noch gar nicht ausgebildet, sondern die sie später bildende Substanz erscheint noch wenig konzentriert in Form feiner Tröpfchen auf dem achromatischen Netz verteilt. Es wäre daher verfehlt, die oben geschilderten Prozesse als eigentliche Prophasestadien anzusehen. Wir müssen vielmehr sagen, daß es Vorgänge im Kerne sind, die in engster Beziehung zu dessen ungeheuer raschem Wachstum stehen. Es ist damit natürlich auch eine gewisse Konzentration der chromatischen Substanz auf dem erwähnten Maschenwerk, das sich im Kern ausbildet, verbunden. Wir stehen hier also im Gegensatz zu Tauson und neigen

in Übereinstimmung mit Marinelli und zum Teil auch mit Storch der Ansicht zu, daß die eigentlichen als Prophase zu bezeichnenden Prozesse erst jetzt wirklich beginnen; daß bis jetzt weder Spirem noch Chromosomen vorhanden sind, sondern diese erst im Anschluß an die vollendete Kernwanderung an seiner definitiven peripheren Lage gebildet werden. Wir werden zeigen können, daß der Vergleich mit den entsprechenden Vorgängen bei den andern ebenfalls untersuchten Rädertierformen diese Auslegung bestätigt.

An dieser Stelle muß noch kurz einer Mitteilung gedacht werden, die soeben Nachtwey für *Asplanchna priodonta* macht, derzufolge sich um den Kern in einiger Entfernung von diesem eine Membran im Ei ausbilden soll. Diese Membran soll ungefähr zu der Zeit entstehen, wo der Kern seine Wanderung an die Peripherie beginnt. Sie soll einen Raum im Ei um den Kern herum ausschneiden, wahrscheinlich um diesen vor der einströmenden Dottersubstanz zu schützen, damit er ohne Störung die Reifungsprozesse durchlaufen kann. Sie wird daher als »kinetische Schutzmembran« bezeichnet (Nachtwey, S. 254ff., Fig. 2 und 3).

Es ist mir nun trotz eigens darauf gerichteter Untersuchung nicht gelungen, auch nur eine Andeutung dieser Schutzmembran zu entdecken. Ich muß sogar feststellen, daß, wenn in einem Ei eine verschiedene Färbbarkeit des Dotters vorhanden war, fast regelmäßig die Randzone die dunklere war, während nach Nachtwey gerade die Randzone hell, die innerhalb der Schutzmembran liegende Eimitte viel dunkler sein soll (Nachtwey, Fig. 2 und 3).

Es ist schwer zu entscheiden, was dieser Autor mit der »kinetischen Schutzmembran« meint. Sie ist auch weder von Storch am gleichen Tier noch von Tauson bei *Asplanchna intermedia* gefunden worden und auch für kein anderes Rädertierei bislang beschrieben.

Wenden wir uns nun zurück zur Betrachtung der Reifungsprozesse im Ei. Wir verließen den Kern in randständiger Lage mit einem wenig intensiv gefärbten Fadenwerk in seinem Innern, auf dem die chromatische Substanz in Tröpfchenform aufgereiht ist. Wir mußten auf Grund eines Vergleiches mit den entsprechenden Stadien bei miktischen Eiern feststellen, daß es sich auch hier noch nicht wirklich um Chromosomen handelt. Es steht also zu erwarten, daß diese erst jetzt im Anschluß an die geschilderten Prozesse ausgebildet werden.

Leider ist mir in meinem reichen Schnittmaterial nicht ein einziges solches Stadium vorgekommen. Allem Anschein nach verläuft dieser Prozeß ungemein rasch. Das Gleiche scheint für andre Rädertiere Gel-

tung zu haben, denn auch MARINELLI hat bei *Brachionus pala* kein solches Stadium auffinden können. Nur STORCH, welcher durch die Verwendung von Totalpräparaten ein außerordentlich umfangreiches Material verarbeiten konnte, bildet einen solchen Kern ab. Auch er berichtet ausdrücklich von der äußersten Seltenheit dieses Stadiums (S. 346).

In meinen Präparaten folgt als nächstes die Spindel selbst (Taf. IV, Abb. 3). Sie hat, wie vielfach bereits festgestellt ist, die Gestalt eines Kegels, indem die eine Seite dieses Gebildes mit breiter Basis der Kernmembran aufsitzt. Am inneren Pol ist eine schwache Zentrierung zu bemerken. Ein Zentrosama trat an keiner der beobachteten Spindeln auf. Auch STORCH hat keines finden können. Bei der außerordentlichen Kleinheit eines solchen Gebildes und der relativ geringen Zahl beobachteter Spindeln scheint es mir voreilig, aus diesem negativen Befund bereits einen Schluß zu ziehen.

Die Sphäre der Richtungsspindel liegt nicht genau in der Verlängerung deren Mittelachse, sondern ein wenig seitlich verschoben. Ein solches Verhalten stellte auch schon STORCH fest. Dieser Autor schließt daraus, daß die Sphäre zur Zeit der Abschnürung des Richtungskörpers an den Kernprozessen unbeteiligt ist und erst bei der Bildung der ersten Furchungsspindel in Aktion tritt. Mir scheint aber Taf. IV, Abb. 3 gerade eine direkte Beziehung zwischen Spindel und Sphäre aufzuzeigen, da der innere Pol der Spindel nach der seitlich liegenden Sphäre leicht abgebogen ist. Die Strahlung der Sphäre ist sehr weitreichend. Sie durchzieht den gesamten Eiinhalt.

Die Chromosomen weisen eine große Klarheit in ihrer Abgrenzung gegen das umgebende Medium auf. Sie sind sehr intensiv gefärbt und ziemlich dick, und nun wird völlig klar, daß ihr Zusammenhang mit der in Taf. IV, Abb. 1f und g abgebildeten Kernstrukturen kein direkter sein kann, wodurch die Vermutung, daß zwischen diesen Kernen und der Spindel die eigentlichen Prophasestadien liegen müssen und nur ihrer Seltenheit wegen nicht gefunden wurden, sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Über die Zahl der Chromosomen läßt sich natürlich aus Bildern in dieser Ansicht nichts Sicheres ermitteln. Ich besitze aber einige gute Schnitte von Äquatorialplatten aus Furchungszellen in der Aufsicht. An diesen wurde die Zahl der Chromosomen auf ungefähr 14—16 ermittelt, was eine Bestätigung der von STORCH mitgeteilten Zahl bedeutet.

Das Stadium der Tochterplatten ist ebenfalls selten, wie STORCH bereits festgestellt hat. Ich konnte es nur auf Totalpräparaten finden.

In Schnitten trat es leider nie auf. Es dürfte aber auch nichts wesentlich Neues bieten.

Als nächstes Stadium zeigt Taf. IV, Abb. 4 das Ei unmittelbar nach der Abschnürung des Richtungskörpers. Der Kern ist noch ohne Membran. Seine innere Struktur ist sehr eigenartig und ähnelt derjenigen, die Storch Taf. 15, Fig. 5 abbildet. Dort handelt es sich jedoch um einen Kern unmittelbar vor der Ausbildung der Richtungsspindel. Die chromatische Substanz ist in starren Fäden angeordnet, denen an wenigen Stellen dickere Tropfen aufgelagert sind. Der Kern hat demnach vor und nach der Ausbildung der Richtungsspindel offenbar ähnliche Struktur.

Der kleine, plasmaarme Richtungskörper liegt in einer Delle, die kaum als normal anzusprechen ist, sondern auf Schrumpfungen des an dieser Stelle sicherlich zarteren Eiplasmas zurückgeht. Ein Beweis, daß es sich in der Tat um ein Stadium unmittelbar nach der Abschnürung handelt, ist neben der ganz randständigen Lage des Kernes der Umstand, daß die Eimembran zwischen Richtungskörper und Eikern noch ganz dünn ist, also erst gerade eben gebildet worden sein muß.

Im Gegensatz dazu ist die Membran des Eies an den übrigen Teilen seit der Abschnürung des Richtungskörpers sichtlich stärker geworden. (Dies kommt hier leider nicht zum Ausdruck, da in der Reproduktion die Eimembran von Fig. 3 zu stark geworden ist.)

Dasselbe stellte auch schon Storch fest. Er schreibt dazu, daß »durch die Ausstoßung des Polkörperchens das Ei eine deutlich doppelt konturierte Membran erhält« (S. 353). Man kann wohl mit Recht auch die unregelmäßige, stellenweise geschrumpfte Gestalt des Eies in dieser und der Taf. IV, Abb. 5 auf Kosten der verstärkten Membran schreiben. Diese läßt offenbar die Flüssigkeiten weniger leicht passieren, wodurch derartige Formveränderungen entstehen mögen.

Nunmehr wandert der Kern in die Eimitte zurück, begibt sich zwischen die inzwischen geteilte Sphäre und schreitet zur ersten Furchungsteilung (Taf. IV, Abb. 5). Man sieht hier wieder die schönen, schleifenförmigen Chromosomen im Äquator der Spindel. — Was nun weiter folgt, soll uns hier nicht beschäftigen.

Aus der Schilderung geht hervor, daß sich in den wesentlichsten Punkten die Befunde Storchs, Tausons und Marinellis bestätigen, denen zufolge bei den amiktischen Eiern die Vorbereitungsstadien zur Abschnürung eines Richtungskörpers atypische sind.

Es wurden an zwei weiteren Rädertierformen in gleicher Richtung Untersuchungen angestellt, über welche ich nunmehr zu berichten habe.

Zunächst möchte ich eine Schilderung der Befunde an *Euchlanis triquetra* geben. Wie oben erwähnt, ist auch bei diesem Tier der Unterschied zwischen miktischem und amiktischem Ovarium festgestellt worden, wenngleich dort die Unterscheidung schon auf einige Schwierigkeiten stößt.

Die jüngsten Stadien finden sich wiederum auch hier im Ovarium. In Taf. IV, Abb. 6a ist ein solcher junger Kern abgebildet. An ihm sind die Kernkappen deutlich sichtbar. Im Innern ist keinerlei Struktur zu erkennen. Das Bild hat große Ähnlichkeit mit den in Taf. IV, Abb. 1b dargestellten jungen Kernen von *Asplanchna priodonta*. Auch im weiteren Verlauf der Eientwicklung zeigen sich mancherlei Übereinstimmungen.

Die Kernkappen zerfallen, und die Bruchstücke verteilen sich im Plasma (Taf. IV, Abb. 6b). Der Kern ist bereits mächtig herangewachsen. Dabei scheint sich bei diesem Tier in der Tat eine Art Binnenkern auszubilden, wie dies Storch für *Asplanchna priodonta* angibt, was aber für dieses Tier nicht bestätigt werden konnte. Dieser »Binnenkern« zeigt jedoch eine ganz andere Struktur als sie aus Storchs Abbildungen hervorgeht. Dort soll er eine Bildung aus verdichteten Fäden sein. Bei *Euchlanis triquetra* hingegen ist er homogen (Taf. IV, Abb. 6b, c). Die ihn umgebende helle Zone ist durchaus nicht ohne Struktur. Taf. IV, Abb. 6b, c zeigen deutlich auch dort eine wabige Differenzierung. Es ist daher kaum anzunehmen, daß es sich hierbei um eine Schrumpfungserscheinung handelt, da in diesem Falle sicherlich auch die Wabenstrukturen hätten zerstört werden müssen. Ich möchte ihn daher für eine natürliche Bildung halten.

Die Kernmembran ist außerordentlich klar ausgebildet. Von einer fädigen Anordnung des Chromatins ist nichts zu bemerken. Und auch später, wenn sich der Kern unter weiterem Wachstum an die Peripherie begibt, ändert sich an der Kernstruktur wenig. Taf. IV, Abb. 6d zeigt einen Kern, der der Eimembran bereits eng anliegt. Das chromatische Netz füllt auch hier den ganzen Kernraum aus. Der erwähnte Binnenkörper ist sichtlich aufgelockert. Eine gewisse Neigung zu einer fädigen Struktur scheint angedeutet. Aber von Gebilden, die als Chromosomen oder deren direkte Vorläufer angesprochen werden können, ist nichts zu sehen.

Wie anders die Verhältnisse bei den miktischen Eiern liegen, zeigen Taf. IV, Abb. 7a und b. Beide stellen Kerne dar, die noch jünger sind, als der in Abb. 6d abgebildete. Trotzdem weisen beide deutlich Chromosomen in ihrem Innern auf. Das achromatische Netzwerk ist

auch hier klar zu sehen. Diese Kerne sind noch jung, wie bereits erwähnt wurde, was aus ihrer Lage in der Eimitte hervorgeht. Dieser Befund beweist von neuem, welcher große Unterschied in der Ausdehnung der Prophasestadien zwischen miktischen und amiktischen Eiern auch bei *Euchlanis triquetra* besteht.

Ein späteres Stadium des amiktischen Eies ist mir nicht vorgekommen. Es ist anzunehmen, daß die Ausbildung der Spindel und die Abschnürung des Richtungskörpers erst nach der Ablage des Eies erfolgt. Es würde, wenn dies zutrifft, die Reifung des Eies bei der Ablage noch ein Stück weiter zurück sein als bei *Brachionus pala* (Marinelli), wo das Ei mindestens bis zur Ausbildung der Spindel kommt, bevor es abgelegt wird.

In dieser Weise verhalten sich die miktischen Eier von *Euchlanis triquetra*. Diese bilden die erste Richtungsspindel bereits vor der Ablage im Innern des mütterlichen Körpers aus. In meinem Material habe ich mehrere solche Spindeln. Leider befinden sich alle auf der gleichen Stufe (Metaphase). Fig. 19 stellt ein solches Stadium dar. Der Dotter ist grobkörnig, ein Zustand, wie er meist für miktische Eier typisch ist, obwohl von dieser Regel auch Ausnahmen vorkommen (s. unten *Synchaeta pectinata* Fig. 20). Die Spindel ist an beiden Polen deutlich zentriert und besitzt am inneren eine schöne, klare Strahlung. Die in der Äquatorialplatte angeordneten Chromosomen sind kurz und dick. Leider ist mir nie eine Aufsicht auf eine Äquatorialplatte vorgekommen. Ich kann demzufolge die Zahl der Chromosomen nur mehr oder weniger ungenau angeben. Meiner Zählung nach sind es 12—14 Chromosomen.

Faßt man kurz zusammen, was die eben mitgeteilte Schilderung lehrt, so ergibt sich aus ihr wiederum eine Bestätigung dafür, daß die Vorbereitungsstadien zur Reifeteilung des amiktischen Eies auch bei diesem Tier verkürzt und aberrant verlaufen und während der Wanderung des Kernes an die Peripherie Chromosomen nicht ausgebildet werden.

Bei *Synchaeta pectinata* sind diese Verhältnisse bis zu einem Extrem ausgebildet. In Taf. IV, Abb. 8a—e ist die Entwicklungsserie des Eikernes eines solchen Tieres abgebildet. Auch hier ist wieder ein Zerfall der Kernkappen festzustellen. Die Prozesse bei *Synchaeta* weichen aber insofern von den bisher geschilderten ab, als die chromatische Substanz überhaupt nicht irgendwelche sichtbaren Strukturen ausbildet. In der ganzen Entwicklungsserie ist der Inhalt des Kernes blaß gefärbt. Am Rande ist eine etwas dunklere Zone. Es treten aber im Innern keinerlei Differenzierungen auf.

Nur in Taf. IV, Abb. 8d, e sind am inneren Rande des Kernes kleine stark chromatische Punkte zu sehen. Sie liegen der Membran von innen unmittelbar an. Man darf sie nicht etwa als Zerfallsstadien der Kernkappen ansprechen, da solche der Membran außen anliegen würden. Der Kern lag bereits etwas excentrisch im Ei.

Im weiteren Verlauf erfolgt nun ein sehr eigenartiger, für *Synchaeta pectinata* direkt charakteristischer Prozeß. Während im Innern weder von einem achromatischen Gerüstwerk noch von irgendwelchen

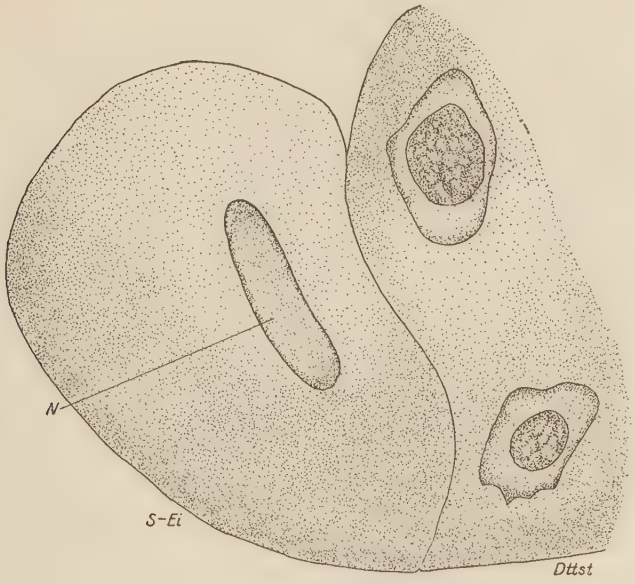


Fig. 18. Amiktisches Ei von *Synchaeta pectinata* im vorgeschrittenen Entwicklungsstadium. Längsstreckung des Kernes. (Dreifachfärbung nach MALLORY, verkl. $^3/_4$.)

chromatischen Strukturen mit Ausnahme der randständigen Punkte etwas zu sehen ist, ändert der Kern seine äußere Form. Er streckt sich in die Länge (Taf. IV, Abb. 8e). Die Membran des Kernes bleibt dabei deutlich erhalten. Wie Fig. 18 zeigt, geschieht diese Längsstreckung parallel zur Eiperipherie. Während der Längsstreckung nimmt der Kern noch an Größe zu. Am inneren Rande des Kernes sind die erwähnten Chromatinpunkte wieder deutlich zu sehen.

Das Stadium der Längsstreckung des Kernes ist keineswegs selten. Es geht stets Hand in Hand mit der Wanderung des Kernes an die Eiperipherie. Eine Deutung dieses Befundes ist nicht leicht. Vielleicht ist es ein Anklang an eine Spindelbildung. Dagegen spricht aber einmal die zur Eioberfläche parallele Orientierung der Längsachse, zum

andern das völlige Fehlen einer Ausbildung von Chromosomen. Ob sich an dieses Stadium in der Tat noch eine Spindel anschließt und in welcher Weise diese dann ausgebildet wird, konnte nicht festgestellt werden, da innerhalb des Muttertieres dies offenbar das älteste Stadium war. Es ist somit auch für *Synchaeta* wahrscheinlich, daß das weibliche parthogenetische Ei vor der Abschnürung eines Richtungskörpers abgelegt wird, wie dies für *Euchlanis* bereits festgestellt werden konnte.

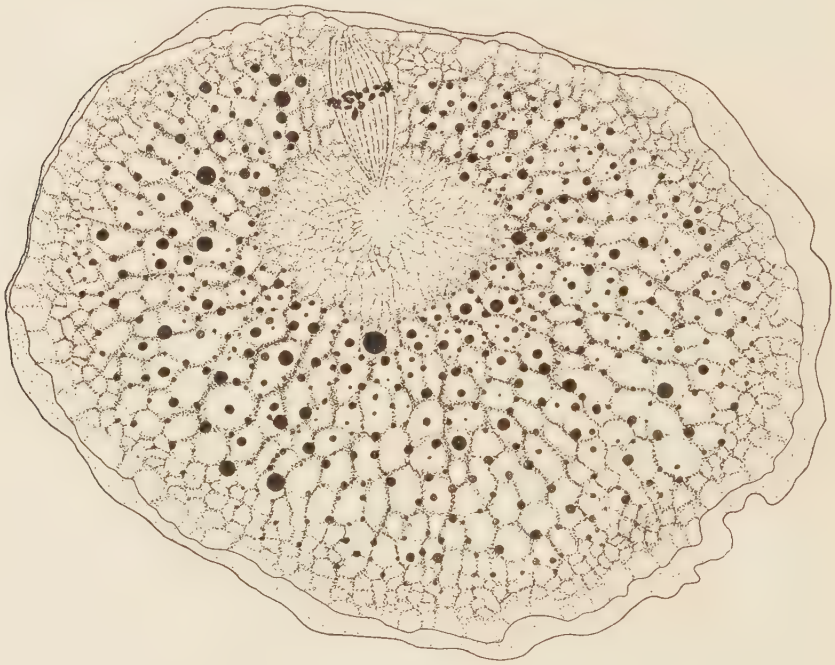


Fig. 19. Richtungsspindel eines miktischen Eies von *Euchlanis triquetra*. (Verkl. 3/4.)

Daß die etwa doch vorhandenen Chromosomen der Beobachtung nicht vielleicht dadurch entgangen sind, daß sie sich mit den angewandten Mitteln nicht färbten, soll wieder ein Vergleich mit entsprechenden Stadien bei miktischen Eiern zeigen (Taf. IV, Abb. 9a, b). In beiden Kernen sieht man ganz feine, aber völlig deutliche Chromosomen ausgebildet. Diese Kerne befinden sich etwa auf dem Stadium, auf welchem der in Taf. IV, Abb. 8d abgebildete Kern steht. Beiderlei Kerne liegen noch in der Eimitte.

Die miktischen Eier bilden im Innern des Muttertieres eine Spindel aus. Diese ist jedoch ganz außerordentlich schwer sichtbar, da sich das

umgebende Eiplasma ebenfalls mitfärbt. Vor allem sind die Chromosomen kaum zu unterscheiden. Die Stelle, wo sie liegen, ist durch eine dunkle Zone gekennzeichnet (Fig. 20). Im übrigen ist aber die chromatische Figur sehr wenig ausgebildet, und nur die achromatische Figur ist deutlich zu sehen. Es hat den Anschein, als ob diese ebenfalls eine atypische Form besäße. Das ist zwar in der Tat der Fall, aber in diesem Präparat ist dies durch die schräge Schnittführung etwas übertrieben.

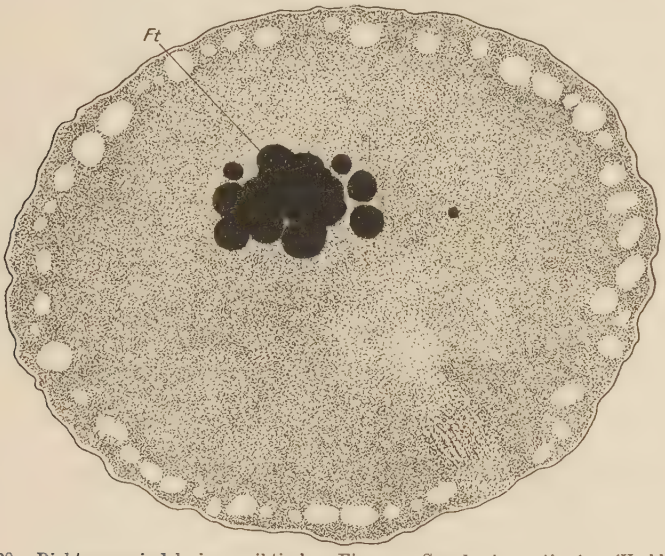


Fig. 20. Richtungsspindel eines miktischen Eies von *Synchaeta pectinata*. (Verkl $^3/_4$.)

Auch am äußeren Pol ist eine schwache Zusammenneigung der Spindelfasern vorhanden, die am inneren unverkennbar ist. Daß es sich in der Tat um ein miktisches Ei handelt, geht einmal aus der Struktur des Eidotters hervor. Anderseits konnte die Identifizierung am zugehörigen Ovar vorgenommen werden, wenn auch diese allein, wie erwähnt, bei *Synchaeta* nicht absolut sicher ist. Über die Struktur der Chromosomen und deren Zahl konnte des besonders ungünstigen Objektes halber nichts ermittelt werden.

D. Zusammenfassung.

1. Es wurden zwei in ihrer Bedeutung unklare Gebilde am Geschlechtsorgan von *Synchaeta pectinata* aufgefunden.

2. Der Unterschied zwischen miktischen und amiktischen Weibchen (Ovarien) bei *Asplanchna priodonta* konnte bestätigt werden. Er wurde auch bei *Euchlanis triquetra* und *Synchaeta pectinata* festgestellt.

3. Die Ernährung des Eies geschieht vom Dotterstock her auf direktem Wege. Dieser wurde in Form eines Zapfens bei *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis triquetra*, *Synchaeta pectinata* und *Polyarthra plathyptera* nachgewiesen.

4. Die Verbindung zwischen Dotterstock und Ei tritt bei *Synchaeta pectinata* schon im ganz jungen Stadium auf.

5. Der atypische Verlauf der Prozesse vor der Bildung der Richtungsspindel im Kern amiktischer Eier wurde bestätigt (an drei Rädertieren).

6. In den Kernen amiktischer Eier von *Asplanchna priodonta* tritt während der Vorbereitung zur Ausbildung des Spirems kein »Binnenkörper« auf. Ein solcher scheint jedoch bei *Euchlanis triquetra* ausgebildet zu werden.

7. Die Eikerne von *Synchaeta pectinata* sind nahezu chromatinlos. Im Verlauf der Reifungsprozesse erfahren sie eine Längsstreckung.

8. Im Ei von *Synchaeta pectinata* befindet sich ein Öltropfen, der sich im Verlauf des Reifungsprozesses auflöst.

9. Die Richtungsspindeln der Rädertiereier haben eine atypische Gestalt, indem der äußere Pol wenig oder gar nicht zentriert ist.

III. Teil.

Verdauungstractus und Excretionssystem von Synchaeta pectinata.

A. Der Verdauungskanal.

1. Morphologie.

Der Verdauungskanal von *Synchaeta pectinata* beginnt mit einer komplizierten Mundhöhle. Diese ist ausgesteift teils durch Chitinauskleidung, teils durch den zarten Kauapparat vom virgaten Typus (Fig. 21 *Mx*). Die Verhältnisse dieses Teiles des Verdauungstractus, insonderheit die Beziehungen der Hohlräume zum Kauapparat, hat DE BEAUCHAMP (1909) ausführlich beschrieben. Ich habe dieser Beschreibung nichts hinzuzufügen.

Zur Frage der Funktion des überraschend zart gebauten Kauapparates möchte ich bemerken, daß ich der gleichen Meinung wie DE BEAUCHAMP bin. Dieser Autor glaubt, daß er neben der Funktion der Aussteifung der Mundhöhle die Aufgabe hat, die größeren Nahrungsbrocken in den Verdauungskanal zu befördern; daß er aber zur Zerkleinerung der Nahrung nicht taugt. Als Beweis führt er an, daß er noch lebende Beute im Magen des Tieres beobachtet habe. Ich habe anderes Belegmaterial zugunsten dieser Ansicht. Fig. 22 zeigt einen Längsschnitt durch den Magen, in dem sich ein noch völlig unversehrtes Ei von *Polyarthra platy-*

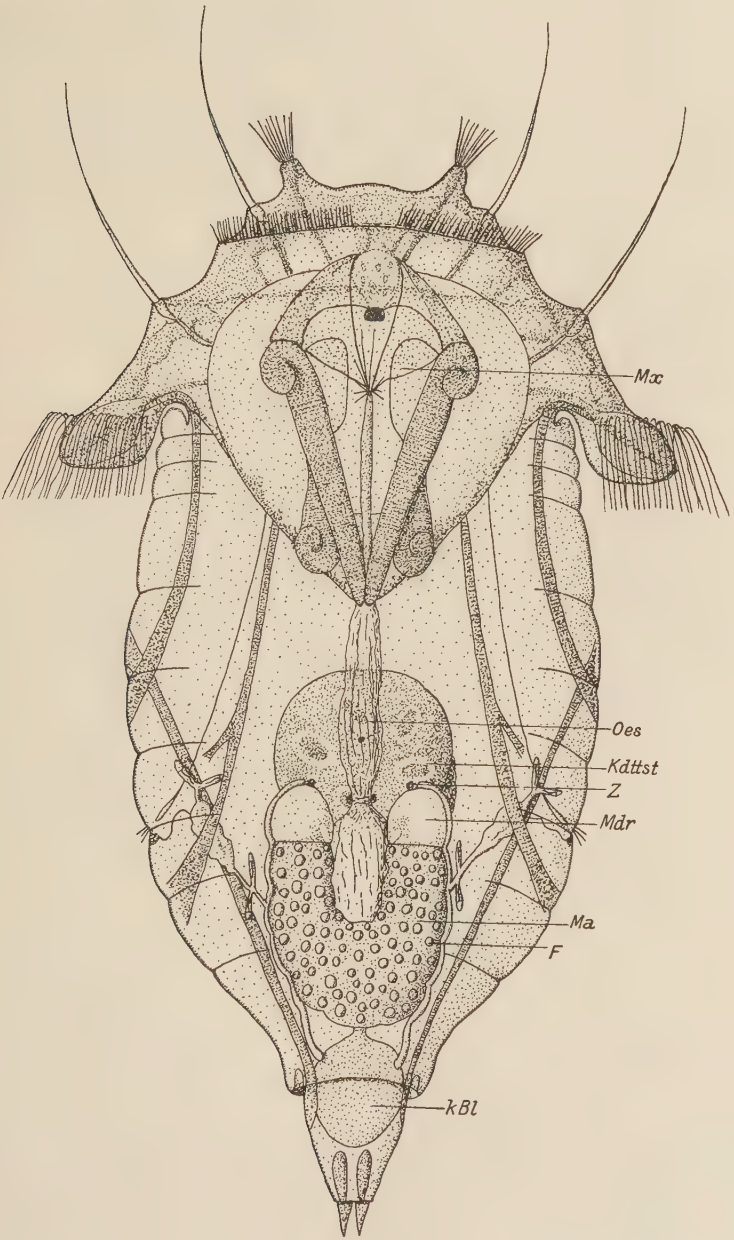


Fig. 21. Ventralansicht von *Synchaeta pectinata*. (Nach dem Leben.)

ptera befindet. Dieses Ei muß sich bei der Ablage durch irgendeinen Zufall vom Muttertier gelöst haben und in diesem Moment von der

Synchaeta gefressen worden sein. Ich besitze noch mehrere ähnliche Schnitte, die alle beweisen, daß der Kauapparat in der Tat Nahrungskörper unzerkleinert passieren läßt.

Am Grund der Mundhöhle, etwas dorsalwärts verschoben, beginnt der Oesophagus (Fig. 21 *Oes*). Er ist ein außerordentlich dünnwandiger, sehr langer Schlauch, der keine Wimperung besitzt. Die Weiter-

Fig. 22. Längsschnitt (frontal) durch den Magen von *Synchaeta pectinata*. (Im Innern als Nahrungskörper ein Ei von *Polyarthra platyptera*.)

beförderung der Nahrung geschieht ausschließlich durch peristaltische Kontraktionen. Es ist von Interesse, daß bei *Asplanchna priodonta*, welche ebenfalls einen langen, dünnwandigen Oesophagus besitzt, an dem peristaltische Wellen ablaufen, dieser außerdem in seiner ganzen Länge bewimpert ist.

Ungefähr am Anfang des letzten Körperdrittels mündet der Oesophagus in den Magen. An dieser Stelle liegt rechts und links je eine

Drüse, deren Ausführgänge bei manchen Tieren bereits im Leben sichtbar sind (Fig. 21, 22, 30). Oberhalb dieser Drüsen schließt ein Sphincter den Magen vom Oesophagus ab (Fig. 21, 22, 30).

Der Magen ist im Gegensatz zum Oesophagus größtenteils dickwandig. Die beiden Magendrüsen bilden mit dem dickwandigen Teil vom Rücken aus gesehen die Form eines U (Fig. 21, 30 *Ma*). Der zwischen den beiden Schenkeln dieser Figur sich spannende Teil des Magens

Fig. 23. Längsschnitt durch den Magen und Enddarm von *Synchaeta pectinata*.

ist ebenso zartwandig wie der Oesophagus und entbehrt, wie dieser, gänzlich der Cilien. Die Bewimperung des Magens beschränkt sich vielmehr auf seine verdickten Partien, und auch da tragen nicht alle Zellen Wimpern (s. unten). Wie der Oesophagus, so ist auch der Magen zu energischen Kontraktionen befähigt. Er kann sich unter Umständen so stark zusammenziehen, daß der Inhalt in den Oesophagus zurückgepreßt wird. Man kann diesen Vorgang leicht beobachten, wenn man Tiere mit Neutralrot füttert oder in eine verdünnte Lackmuslösung bringt. Es ist dies wohl eine Art Brechbewegung, die durch erfolgte Aufnahme ungeeigneter Nahrung ausgelöst wird.

Auch der sich nunmehr anschließende Enddarm ist zur Ausführung peristaltischer Bewegungen befähigt (Fig. 23 *Ed*). Er ist bei *Synchaeta pectinata* ziemlich kurz. In ihn münden der Uterus und die kontraktile Blase. Er ist demnach eine echte Kloake. Die Fäces gelangen bei der Entleerung direkt ins Freie, ohne erst das Lumen des Enddarmes zu passieren. Das wird dadurch erreicht, daß der Magendarm innerhalb des Enddarmes an den Mündungen des Uterus und der kontraktilen Blase vorbei bis zum After verschoben werden kann. In dieser Stellung wird die verdaute Nahrung ausgestoßen.

Eine Beschreibung des Vorganges der Defäcation bei einem Rädertier haben wir auch von Cori an *Apsilus vorax*, woraus hervorgeht, daß bei diesen Tieren die Entleerung in andrer Weise geschieht (S. 575).

2. Histologie.

Die Wand des Oesophagus besteht aus einem flachen Syncitium. Sie entbehrt, wie schon erwähnt wurde, der Bewimperung. Die Kerne sind klein und ganz anders gebaut als die Kerne der großen Magenzellen. Dies ist ein Unterschied gegenüber *Asplanchna priodonta*, wo beiderlei Kerne annähernd gleichen Bau und Größe besitzen. Es ist bemerkenswert, daß die Zellkerne der dünnwandigen Partie des Magens bei *Synchaeta pectinata* dieselbe Beschaffenheit haben wie die des Oesophagus. Es liegt daher die Annahme nahe, daß diese Teile dem Oesophagus angehören und der Magen nur von den verdickten Zellen mit abweichend gebauten Kernen gebildet wird. Es wird sich aber zeigen, daß diese Annahme wenig Wahrscheinlichkeit hat.

Betrachten wir den Magen auf einem Querschnitt, so bemerken wir, daß auch der verdickte Teil nur von einer Zellage gebildet ist (Fig. 24). Der Schnitt ist so geführt, wie es die gestrichelte Linie *a* im Schema Fig. 26 zeigt. Es ist demnach links eine der Verdauungsdrüsen angeschnitten, während rechts die Magenwand unterhalb der Drüse getroffen ist. Wir sehen sie aus vier Zellen gebildet. Die zwei mittleren bilden eine Rinne. Nur sie tragen lange Cilien. Die zwei Randzellen sind davon frei.

Wir sehen schon hier, daß die großen Magenzellen ziemlich regelmäßig angeordnet sind. Noch deutlicher tritt das auf dem Konstruktionsbild Fig. 30 hervor. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß dieses Gebilde auch bei *Synchaeta pectinata* Zellkonstanz aufweist, wie dies für *Hydatina senta* von Martini festgestellt worden ist. Auf Grund einer Auszählung an zahlreichen Individuen ergab sich in weitaus den meisten Fällen die Zahl 32. Die gelegentlichen Abweichungen von

dieser Zahl sowohl nach oben (bis 34) als auch nach unten (bis 31) können auf Zählfehler zurückgehen, die vor allem dann leicht vorkommen, wenn die Zellen stark mit Einschlüssen beladen sind. Es ist dann häufig schwer zu entscheiden, ob man einen ungünstig angeschnittenen Kern oder einen Verdauungseinschluß vor sich hat.

Diese 32 Zellen sind bei *Synchaeta pectinata* so angeordnet, daß jene U-Form entsteht. Die untere Rundung dieser Figur ist ein dickwandiger Korb, der große Ähnlichkeit mit dem Magen von *Asplanchna priodonta* besitzt. Ein Querschnitt durch diesen Teil des Magens (Schnittführung wie Fig. 26, *b*) ist in Fig. 25 dargestellt. Es fällt auf, daß hier

Fig. 24. Querschnitt durch den Magen von *Synchaeta pectinata* in Höhe der Verdauungsdrüsen (s. Fig. 26, *a*).

sämtliche Zellen mit langen Wimpern versehen sind, welche die Aufgabe haben, die Nahrungsbrocken in Bewegung zu versetzen. Man kann das Spiel dieser Gebilde bei einem hungernden Tier im Leben deutlich beobachten.

Die Kerne dieser großen Magenzellen sind ebenfalls umfangreich. Sie besitzen zwei Nucleoli und sind von einer derben Membran umgeben (Fig. 22—25, 27 *N*). Sie liegen stets dem äußeren Rand der Magenwand an, wovon man sich auf den zitierten Abbildungen leicht überzeugen kann. Dasselbe haben schon Hirschfelder und Martini (1912) bei *Hydatina senta* beschrieben und abgebildet.

Das Plasma der Zellen ist nach dem äußeren Rande zu stets kräftiger gefärbt als nach innen. Man findet fast regelmäßig darin kleine Körnchen in hellen Höfen (Fig. 22, 24, 25 *S*). Diese haben das gleiche

Aussehen wie die Secretkörnchen der Magendrüsen, auf welche ich gleich zu sprechen komme. Es scheint daher der ganze dickwandige Teil des Magens neben anderen auch mehr oder minder stark secretorische Funktion zu haben.

Neben diesen Körnchen finden wir auch größere Kugeln in den Magenzellen eingeschlossen. Im Leben sind sie stark lichtbrechend (Fig. 21 *F*), nach Konservierung mit Flemmingschen Gemisch sind sie schwarz. Wir haben hier ohne Zweifel Fett- oder Öltropfen vor uns (Fig. 24, 25, 27 *F*). Höchstwahrscheinlich ist es gespeichertes Reservematerial, welches auch bei *Euchlanis triquetra* angetroffen wurde. Die-

Fig. 25. Querschnitt durch den Magen von *Synchaeta pectinata* in Höhe des Magenkorbes (s. Fig. 26, *b*).

selben Einschlüsse fanden sich ebenfalls im Magen von *Asplanchna priodonta*. Bei dieser Form ist die Verteilung dieser Einschlüsse auffallend regelmäßig. Es findet sich fast stets ein einziger in jeder Zelle.

Außer diesen gibt es noch weitere Einschlüsse in den Zellen. Sie sind heller gefärbt und können oft unregelmäßig gestaltet sein (Fig. 24, 25 *V*). Im lebenden Tier schwankt ihre Farbe zwischen grün über gelb zu braun. Ich kann keine andre Deutung für sie finden, als daß es sich um Einschlüsse handelt, die auf intrazelluläre Verdauung zurückgehen, etwa in der Art, wie de Beauchamp (1909) sie durch Experimente bei *Hydatina senta* festgestellt hat. Nach seinen Befunden wird bei diesem Tier Chlorophyll von den Magenzellen direkt aufgenommen, intrazellulär verdaut, zu Klumpen geballt und der unverdauliche Rest zurück ins Magenlumen ausgestoßen. Die grünen bis

braunen Ballen scheinen mir solche Chlorophyllklumpen zu sein. Daß es sich hier in der Tat um Einschlüsse handelt, die mit der Ernährung in engster Beziehung stehen, geht aus folgender Beobachtung hervor. Frisch gefangen Tiere besaßen fast durchweg einen gelb-grün gefärbten Magen. Bei in Massenkulturen gehaltenen Tieren wurde er regelmäßig nach 1—2 Tagen Gefangenschaft blaß. Der Darminhalt bestand dann fast nur aus Planctontierchen. Wahrscheinlich fehlte es den Tieren in Gefangenschaft an geeigneter pflanzlicher Kost.

Wie schon erwähnt, gehen von dem dickwandigen Magenkorb zwei ebenfalls dickwandige Leisten aus (Fig. 21, 30). Jede dieserLeisten setzt sich nach vorn zu in eine Magendrüse fort. Diese Drüsen stellen ein Syncitium von je acht Kernen dar. Hierzu kommt jederseits noch eine Zelle, von der man nicht recht sagen kann, ob sie der Drüse oder dem Magen angehört. Häufig habe ich diese Zelle überhaupt nicht nachweisen können.

Die Kerne dieser Drüsen sind im allgemeinen in zwei Lagen zu je vier angeordnet. Es macht daher ganz den Eindruck, als ob sie den Magenzellen zugehörten, sich erst sekundär zu einem achtkernigen Syncitium zusammengeschlossen hätten und durch Spezialisierung ihrer Funktion zu einer Verdauungsdrüse geworden seien. Fig. 27 *Mdr* zeigt uns eine solche Drüse dicht erfüllt mit den Secretkörnchen (*S*), auf die wir schon oben hinwiesen. Die hier abgebildete Drüse befand sich bei der Fixierung in lebhafter Tätigkeit.

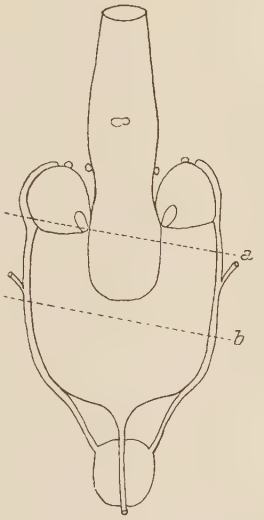


Fig. 26. Schema zur Erläuterung der Schnittführung *a* für Fig. 24, *b* für Fig. 25.

Die Kerne der Verdauungsdrüsen haben einen abweichenden Bau. Sie sind größer als die der Magenzellen und besitzen nur einen chromatischen Nucleolus (Fig. 22—24, 27 *N'*). Jede Drüse mündet mit einem kurzen Ausführgang in die oben erwähnte bewimperte Rinne (Fig. 22, 24, 27 *A*). Dicht vor diesem Ausführgang liegt eine helle, mit Secretkörnchen angefüllte Zone. Je nach der Beanspruchung kann die Drüse ein recht verschiedenes Aussehen haben. Um sich davon zu überzeugen, braucht man nur die Fig. 22—24, 27 *Mdr* untereinander daraufhin zu vergleichen. Fast jedesmal weist sie ein anderes Bild auf.

Der ganze Verdauungstractus mit Einschluß des Enddarms ist kontraktil. Die Elemente, welche diese Eigenschaft ermöglichen, sind

bei *Synchaeta pectinata* außerordentlich zart. Ein Netz feinster Muskelzüge überzieht den Oesophagus und Magen (Fig. 22, 28, 29 *M*). Auf dem Querschnitt sind die Muskeln rund. Bei ihrer großen Zartheit war es mir nicht möglich, etwas Genaueres über ihren feineren Bau zu ermitteln. Vor allem nicht, ob unter ihnen, wie dies MARTINI (1912) für *Hydatina senta* angibt, quergestreifte sind (S. 544).

Daß es sich aber bei den abgebildeten Elementen in der Tat um Muskeln handelt, glaube ich damit bewiesen, daß sie sich bei der Dreifachfärbung nach MALLORY leuchtend rot färbten, ebenso wie die übrige Muskulatur des Tieres. Ein weiterer Beweis dafür ist ihre Lage an der Magenwand. Bei stark kontrahierten Organen müssen Muskelquerschnitte stets in den Einbuchtungen liegen, da es ja die Muskeln sind, die die Einschnürungen durch Verkürzung hervorrufen. Dieses Verhalten zeigt Fig. 22 deutlich.

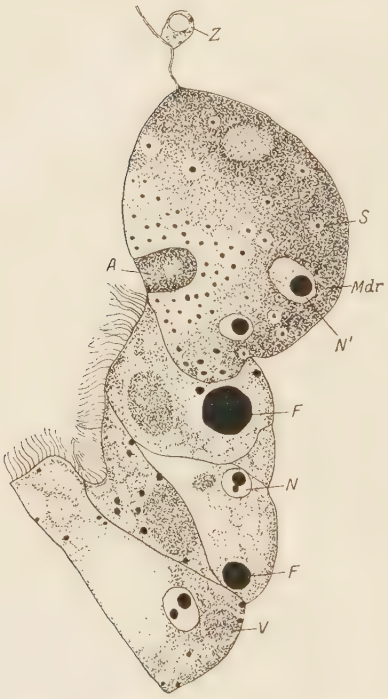


Fig. 27. Verdauungsdrüse von *Synchaeta pectinata* in Tätigkeit.

Die Matrixzellen dieser Muskeln konnten leider nicht einwandfrei festgestellt werden. Es liegt aber sehr nahe, anzunehmen, daß die auf Fig. 22 und 27 *Z* dargestellten Gebilde diese Matrixzellen sind. Sie liegen der Wand des Oesophagus an, und an ihrem Grund kann man oft die Muskelquerschnitte liegen sehen (Fig. 22). Ein drittes Paar solcher Gebilde liegt auf den Magendrüsen (Fig. 21, 30 *Z*). Sie gehören wohl dem Muskelnetz des Magens an. Die vermutete Beziehung zwischen diesen Zellen und den Muskeln kann natürlich nicht als bewiesen gelten. Aber einesteils spricht ihre Lage am Oesophagus und es sprechen die Querschnittbilder sehr für diese Annahme, und andernteils kann man sonst keine rechte Erklärung für eine andre Bedeutung dieser Elemente finden.

Mit dieser Darstellung befinde ich mich in Übereinstimmung mit den Befunden MARTINIS (1912) an *Hydatina senta*. Dieser Autor hat nicht nur die Mus-

kelzüge gesehen und beschrieben, sondern auch deren Matrixzellen sicher festgestellt. Mit der von Plate (1886, S. 75) bereits bei *Asplanchna myrmeleo* geäußerten und durch Abbildungen belegten Ansicht, daß der Verdauungstractus der Rädertiere eine Muscularis besitze, steht Martini (1912) in ausdrücklichem Gegensatz zu de Beauchamp (1909). Dieser Autor meint nämlich, daß Epithelmuskeln die Kontraktilität des Verdauungstractus besorgen. In einer Kontroverse über diesen Punkt gibt keiner der Autoren seine Ansicht auf (de Beauchamp 1913, Martini 1914).

Auf Grund meiner Befunde muß ich mich entschieden der Ansicht Martinis anschließen, daß es sich um echte Muskelzüge handelt. Hierzu scheint mir eine Arbeit von Basse erwähnenswert, der an Tardigraden gearbeitet hat. Der in Fig. 8 dargestellte Darmquerschnitt weist sehr große Ähnlichkeiten mit entsprechenden Bildern bei Rädertieren auf. Uns interessieren vor allem die den Zellen aufgelagerten Muskelquerschnitte, die sehr denen von *Synchaeta pectinata* ähneln.

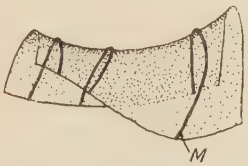


Fig. 28. Oesophaguswand von *Synchaeta pectinata* mit Muskeln (*M*). (Unverkl. reprod.)

Fig. 29. Oesophaguswand im Querschnitt. (Unverkl. reprod.)

Neuerdings spricht sich Nachtwey (1925) gegen das Vorhandensein einer Muscularis am Rädertierdarm aus. Er hat am Magen von *Asplanchna priodonta* überhaupt keine Muskeln finden können. Für den Oesophagus dieses Tieres gibt er an, daß äußerst feine, intrazelluläre Fibrillen die Kontraktilität dieses Darmabschnittes ermöglichen. Ein solche Feststellung habe ich nirgends vor ihm mitgeteilt gefunden. Zwar glaubt dieser Autor sich in Übereinstimmung mit de Beauchamp. Aus der Taf. IX, Abb. 131 geht jedoch hervor, daß de Beauchamp nicht intrazelluläre Fibrillen meint, sondern dem Oesophagus aufliegende Epithelmuskelzüge. Seine Abbildung hat große Ähnlichkeit mit meiner Fig. 29.

Auch bin ich der Meinung, daß Plate mit seiner Fig. 32 (1886) dem Oesophagus aufliegende Muskelzüge dargestellt hat, wie auch deutlich aus dem dazugehörigen Text hervorgeht (S. 75). Ich kann bestätigen, daß die von mir abgebildeten Muskeln im Leben ganz ähnliche Bilder aufweisen. Daher halte ich es für unberechtigt, wenn Nachtwey diese Abbildung Plates als Beleg für seine Ansicht anführt (S. 347); denn er trägt meiner Überzeugung nach damit an sie eine Deutung heran, die derjenigen ihres Urhebers nach dessen eigenen Worten direkt entgegengesetzt ist.

Es muß dahingestellt bleiben, wie die Verhältnisse speziell bei *Asplanchna priodonta* liegen. Masius (1890) hat vier Längsmuskeln auf dem Oesophagus dieses Tieres beschrieben, deren Existenz Nachtwey entschieden bestreitet. Für *Asplanchna myrmeleo* hat Plate Muskelzüge am Oesophagus nachgewiesen. Auch de Beauchamp beschreibt solche am Darmkanal einiger Rädertiere verlaufende Stränge, deutet sie aber als Epithelmuskeln. Martini (1912) findet zu diesen die Matrixzellen bei *Hydatina senta*, wodurch ihr selbständiger Charakter erwiesen ist. Auch mir ist es bei *Synchaeta pectinata* gelungen, Muskelzüge am Oesophagus und Magen aufzufinden und deren Matrixzellen mit einiger Wahrscheinlichkeit nachzuweisen. Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die

Meinung über die Natur der kontraktilen Elemente am Darmkanal der Rädertiere wenig einheitlich ist. Bis auf einen haben alle Autoren Muskelzüge aufgefunden, deuten diese Befunde aber in zweierlei Weise. Nur NACHTWEY stellt das Vorkommen der Muskelstränge überhaupt in Abrede und spricht lediglich von einer intrazellulären Fibrillenstruktur.

Fassen wir das für *Synchaeta pectinata* Festgestellte kurz zusammen, so ergibt sich, daß der Verdauungskanal dieses Tieres hinter der Mundhöhle einen langen, zartwandigen und unbewimperten Oesophagus besitzt, der gegen den Magen durch einen Sphincter abgeschlossen ist. Der Magen ist nur zum Teil zartwandig. Unterhalb des Sphincter sitzen rechts und links je eine Magendrüse, die jede ein Syncitium aus acht Kernen darstellt. Diese sind mit dem dickwandigen korbförmigen Magenteil durch zwei von dicken Zellen gebildete Leisten verbunden. Nach hinten mündet der Magen mittels eines Enddarms, der eine Kloake darstellt, nach außen (Fig. 30). Über das ganze System zieht sich eine feine, netzförmige Muscularis.

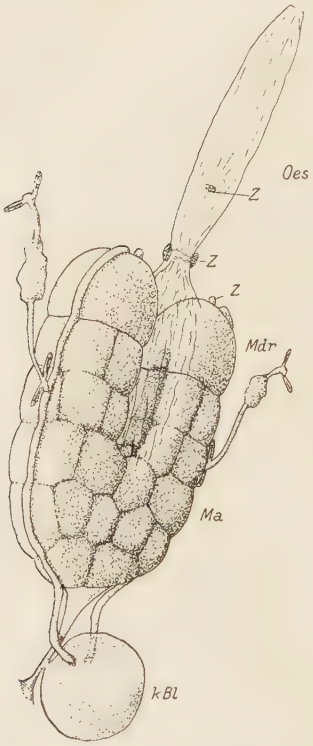


Fig. 30. Verdauungstractus und Excretionssystem von *Synchaeta pectinata*. (Etwas schematisiert.)

Die eigenartigen morphologischen Verhältnisse des Magens bei *Synchaeta* sind insofern interessant, als sie eine Handhabe bieten, sich die von der Norm völlig abweichenden Verhältnisse des Verdauungskanals von *Asplanchna* zu erklären. Während bei allen Rädertieren die Magendrüsen unmittelbar vor dem dickwandigen Magen einmünden, liegen sie bei diesem Tier ein großes Stück an der dünnen Oesophaguswand hinaufgeschoben.

Zwischen diesen beiden Extremen vermittelt der Darmkanal von *Synchaeta pectinata* insofern, als hinter der Einmündung der Drüsen der Magen nur teilweise dünnwandig ist. Die zartwandigen Teile ähneln völlig dem Oesophagus in ihrer Struktur, wie oben bereits erwähnt wurde. Man könnte also auch hier mit Recht sagen, daß die Magendrüsen ein Stück an die Oesophaguswand hinaufgeschoben sind, wie dies bei *Asplanchna* der Fall ist. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei diesem Tier sind aber die Drüsen durch die erwähnten zwei dickwandigen Lei-

sten mit dem Magenkorb verbunden (Fig. 21, 30). Man wird hier zu der Vermutung gedrängt, daß die hinter dem Sphincter und der Einmündung der Magendrüsen gelegenen dünnwandigen Teile zum Magen gehören, und nicht, wie der histologische Befund nahelegt, zum Oesophagus (Martini 1912).

Denkt man sich jetzt die Zellen der dickwandigen Leisten auch noch zu einem zarten Plattenepithel umgeformt und in ein Syncitium verwandelt, so hat man die Verhältnisse vor sich, wie sie bei *Asplanchna* vor-

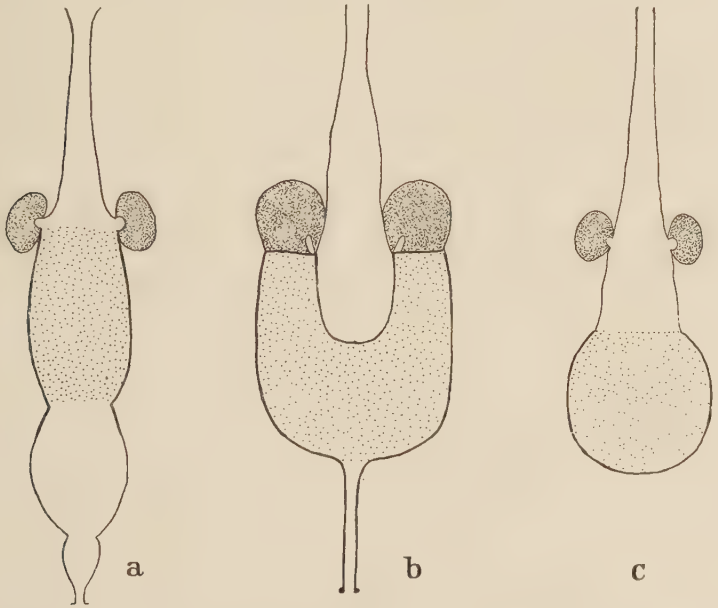


Fig. 31. Schema zur Ableitung der Verhältnisse des Verdauungstractus bei *Asplanchna priodonta* von einem normalen Rädertierdarmkanal. a) *Notommata*; b) *Synchaeta*; c) *Asplanchna*.

liegen. Es gehört demnach auch hier wahrscheinlich alles, was hinter der Einmündung der Drüsen liegt, zum Magen. Das Schema Fig. 31 soll diese eben geschilderte hypothetische Ableitung veranschaulichen.

Die Hypothese wird durch die Nachtweyschen Befunde gestützt. Dieser Autor konnte für *Asplanchna priodonta* feststellen, daß der ganze Magen mit den Drüsen gemeinsam angelegt wird, und daß diese Anlage erst sekundär mit derjenigen des Oesophagus verschmilzt (Nachtwey, Fig. 6). Es ist demnach alles, was oberhalb der Mündung der Magendrüsen liegt, dem Oesophagus zuzurechnen, was hinter dieser Mündung liegt gehört zum Magen. Dieser kann weitgehend histologisch differenziert werden.

B. Das Excretionssystem.

1. Der Bau.

Das Excretionssystem von *Synchaeta pectinata* besteht übereinstimmend mit denen andrer Rädertiere aus zwei Gefäßstämmen, an denen Wimperflammen vorhanden sind (Fig. 21, 30). Es zeichnet sich durch seine enge Beziehung zur Magenwand aus. Es sind nämlich die beiden Gefäßstämme zum großen Teil direkt mit der Darmwand verwachsen. Jeder der Stämme gabelt sich auf halber Höhe der Magenwand. An dieser Stelle liegen zwei Wimperflammen. Einer der Äste läuft bis über die Verdauungsdrüse, wo er blind endigt. Der andre stößt schräg ins Körperinnere vor. Er bildet am Ende ein dickes Polster, dem zwei Wimperflammen aufsitzen, so daß das gesamte Excretionssystem acht Wimperflammen besitzt. Jeder der ins Körperinnere verlaufenden Äste ist mittels eines feinen Fadens an der Körperwand aufgehängt (Fig. 21).

Diese Verwachsung der Stämme des Excretionssystems mit der Magenwand bei *Synchaeta pectinata* hat Rousselet nicht richtig erkannt. Auf seiner Abbildung, die Brauer in seine Süßwasserfauna übernommen hat, sind diese Verhältnisse falsch dargestellt, indem die Stämme eingezeichnet sind, als ob sie neben dem Darm getrennt von ihm verlaufen. Nur Zelinka (1907) hat für *Synchaeta atlantica* eine Verwachsung des Excretionssystems mit dem Darmkanal vermutet.

Bei Lebendbeobachtung wird man leicht durch die Abzweigstämme zu der Vermutung geführt, daß das Excretionssystem im Sinne Rousselets selbständig ist. Aber auf Querschnitten kann man sich sofort von der Verwachsung beider Systeme überzeugen (Fig. 24, 25). Auf Fig. 24 sieht man, daß in den Wassergefäßstämmen zwei Kanäle verlaufen, ein Verhalten, das wir auch bei andern Rädertieren finden (Hlava, Martini 1912).

Nach dem Enddarm zu lösen sich die Stämme von der Magenwand ab, um in einem schwachen Bogen jederseits in die kontraktile Blase zu münden (Fig. 30).

2. Die Funktion.

Das Excretionssystem reicht nicht über das hintere Körperdrittel hinaus. Es stellt nach allem bisher mitgeteilten wohl das kürzeste Excretionssystem dar, das wir bei Rädertieren finden. Da die kontraktile Blase, wie ich feststellen konnte, alle 20—25 Sekunden ihren Inhalt entleert, so fragt es sich, ob derart kurze Excretionsstämme imstande sind, soviel Flüssigkeit in so geringer Zeit zu liefern. Das ist wenig wahrscheinlich, und es taucht die Frage auf, woher die viele Flüssigkeit stammt.

Es sind über diese Frage im Laufe der Zeit die verschiedensten Meinungen geäußert worden, ohne daß man über den wahren Sachverhalt Klarheit erlangt hätte.

Im Anfang hielt man das System mit den Protonephridien für einen Respirationsapparat, während die kontraktile Blase als zum männlichen Geschlechtsorgan gehörig gedeutet wurde (Ehrenberg). Man glaubte damals, die Rädertiere seien Zwitter. Später nahm man an, sowohl Respiration als auch Excretion würden durch das System besorgt. Man hatte inzwischen die rein weibliche Natur der Rotatorien erkannt und deutete die kontraktile Blase als Harnblase (Leydig). Später beschränkte man die excretorische Funktion auf die Wimperflammen und Kanäle und schrieb der Blase die Funktion eines Atmungsorganes zu. Man glaubte, daß Wasser direkt von außen durch den After aufgenommen würde (Cohn). Janson meinte schließlich, die Blasenflüssigkeit könne aus dem Wasser bestehen, das bei Aufnahme der Nahrung mit in den Verdauungstractus gelangt sei. Er bekräftigt diese Hypothese mit der Beobachtung, daß bei entfaltetem Räderorgan die Blase in rascherer Folge entleert wird, als im kontrahierten Zustande.

Um bei *Synchaeta pectinata* zu prüfen, ob Wasser von außen aufgenommen wird, brachte ich die Tiere in Farblösungen. Vitalfärbemittel wie Neutralrot, eigneten sich nicht zu diesen Versuchen, da durch die entstandene Färbung des Tieres die an sich schon schwierige Kontrolle noch mehr erschwert wurde. Ich verwendete daher Tusche und Lackmusfarbstoff. Das Ergebnis war, daß ich nie Farbe in der gefüllten Blase nachweisen konnte. Diese erschien vielmehr stets hell. *Synchaeta pectinata* nimmt nach meinen Beobachtungen sicher kein Wasser zur Füllung der kontraktilen Blase durch den After von außen auf. Die Möglichkeit, daß Wasser durch den Mund und Darm in die Blase gelangt, bleibt noch bestehen; denn es ist möglich, daß der Farbstoff im Verdauungtractus zurückgehalten wurde. Ich bin sogar der Meinung, daß Wasser in dieser Weise aufgenommen wird.

Es konnte nämlich einige Male bei stärkerer Vergrößerung beobachtet werden, wie die Verbindung der kontraktilen Blase zum Enddarm bei geschlossenem After sich rhythmisch öffnete und schloß. Wenn das etwa sechsmal geschehen war, entleerte sich die Blase mit einem Ruck. Da die Flüssigkeit nicht gefärbt war, konnte ein Übertritt nicht direkt beobachtet werden. Aber ich halte es für sicher, daß Wasser dabei in die Blase übergetreten ist. Zugunsten dieser Ansicht können die Befunde von Wierczeyski angeführt werden, der bei *Atrochus*

tentaculatus die Blase mit denselben Algen gefüllt fand, wie sie auch im Darmrohr sich vorfanden.

Es bleibt natürlich die Frage noch offen, ob dieses Wasser auch noch mit zur Atmung dient. Dies ist wahrscheinlich, denn es läßt sich sonst für gepanzerte Formen schlecht vorstellen, wie sie atmen. Wir hätten dann also eventuell eine Darm- bzw. Enddarmatmung bei den Rädertieren vor uns, die ja nichts auffälliges darstellen würde.

Allerdings muß bemerkt werden, daß sich diese Frage gar nicht so allgemein diskutieren läßt, wie es bisher geschah. Dafür sind, so scheint mir, die anatomischen Verhältnisse dieses Systems bei den einzelnen Rädertierarten zu sehr voneinander verschieden. Abgesehen davon, daß manche Rädertiere gar keine kontraktile Blase besitzen (Melicerta), kann der Normalfall, wo sie am Enddarm sitzt und die Excretionsstämme aufnimmt, nach verschiedenen Seiten modifiziert sein. So münden bei manchen Rädertieren (z. B. *Atrochus tentaculatus*) die Excretionsgefäße nicht in die kontraktile Blase, sondern direkt in den Enddarm.

Auf der anderen Seite besteht bei den *Asplanchnidae*, die ohne Enddarm und After sind, keine Verbindung zwischen Verdauungstractus und Blase. Diese sitzt hier dem Uterus an und wird von den Excretionsgefäßen gespeist.

Hiernach ist für *Atrochus tentaculatus* eine Füllung der Blase durch Wasser des Darmkanals sehr wahrscheinlich, während eine Füllung durch die Excretionsflüssigkeit nicht in Frage kommt. Bei *Asplanchna* hingegen ist eine Füllung vom Darm her ausgeschlossen, da dieses Tier weder Enddarm noch After besitzt. Es bleibt, sieht man von der Möglichkeit der Wasseraufnahme direkt von außen her ab, nur die Möglichkeit der Speisung durch das Excretionssystem. Es scheint mir in diesem Zusammenhang beachtenswert, daß *Asplanchna* ein außerordentlich reich verzweigtes Excretionssystem besitzt, während *Synchaeta*, bei welcher die Wasseraufnahme durch den Darm zum mindesten sehr wahrscheinlich ist, wohl das kürzeste Excretionssystem unter den Rotatorien hat.

C. Zusammenfassung.

1. Der Oesophagus von *Synchaeta pectinata* stellt ein ganz flaches Syncitium dar. Er ist unbewimpert. Die Struktur seiner Kerne weicht in Größe und Bau von denen des Magens ab.

2. Der Magen besteht, soweit er dickwandig ist, aus 32 Zellen. Er ist zum Teil bewimpert.

3. Die zwei Verdauungsdrüsen sitzen an der Übergangsstelle vom Oesophagus zum Magen. Sie stellen ein aus acht (und einer) Zellen entstandenes Syncitium dar und besitzen je eine Ausmündung in den Magen.

4. Der Darmkanal von *Synchaeta* stellt eine Zwischenform dar, die zwischen dem üblichen Darmtractus und dem abgeleiteten von *Asplanchna* vermittelt.

5. Der Enddarm ist zartwandig und unbewimpert. Er nimmt zuerst den Oviduct, dann den Ausführungsgang der kontraktilen Blase auf.

6. Die Kontraktilität der ganzen Systems wird durch eine netzförmig ausgebreitete Muscularis erreicht.

7. Die Gefäßstämme des Excretionssystems sind an der Magenwand festgewachsen. Sie weisen auf dem Querschnitt zwei Lumina auf.

8. Die Aufnahme des Wassers zur Füllung der kontraktilen Blase geschieht nicht durch den After; wahrscheinlich wird es durch Mund und Darmkanal in die Blase geleitet.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine gütige Unterstützung bei ihrer Ausführung meinen wärmsten Dank auszusprechen. Desgleichen danke ich an dieser Stelle den Assistenten des Institutes, Herrn Prof. Dr. C. Tönniges, Herrn Dr. K. v. Haffner und Herrn Dr. O. Mattes.

Literaturverzeichnis.

Basse, A., 1906, Beiträge zur Kenntnis der Tardigraden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX.

Beauchamp, M. de, 1909, Recherches sur les Rotifères. Arch. de zool. expérim. 4 sér. Bd. X.

— 1913, Sur quelques particularités anatomiques et leur interprétation. Zool. Anz. Bd. XLII.

Brauer, 1912: Süßwasserfauna Deutschlands. Rotatoria und Gastrotricha. Heft 14.

Car, L., 1899: Die embryonale Entwicklung von Asplanchna Brightwelli. Biol. Zentralbl. Bd. XIX.

Cohn, F.: 1856, Die Fortpflanzung der Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.

— 1858: Bemerkungen über Rädertiere. Ebenda. Bd. IX.

— 1863: Bemerkungen über Rädertiere. Ebenda. Bd. XIX.

Cori, C. J., 1925: Zur Morphologie und Biologie von Apsilus vorax. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXXV.

Eckstein, K., 1883: Die Rotatorien der Umgebung von Gießen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX,

Ehrenberg, C. G., 1838: Die Infusionstierchen.

v. Erlangen-Lauterborn, 1897: Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (Aspl. priod.) Zool. Anz. Bd. XX.

Gast, R., 1900: Beiträge zur Kenntnis von Apsilus vorax. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII.

Grenacher, H., 1869: Einige Beobachtungen über Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX.

Hartmann, O., 1918: Über die Entwicklung und temporale Variation des Keimdotterstockes und die Eibildung von Pterodina patina. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XL.

Hirschfelder, G., 1910: Beiträge zur Histologie der Rädertiere. Inaug.-Diss. Rostock. (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI.)

Hlava, St., 1904: Einige Bemerkungen über die Exkretionsorgane der Rädertier-Familie Melicertidae. Zool. Anz. Bd. XXVII.

— 1906: Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere I. Über die Anatomie von Conocholoides natans. Zeitschr. f. wiss. Zoll. Bd. LXXX.

Hudson, C.-T., 1870: On Synchaeta mordax. Monthly micr. Journal. Vol. IV.

— 1872: On Euchlanis triquetra and Euchlanis dilatata. Ibid. Vol. VIII.

Hudson-Gosse, 1886: The Rotifera or Wheel-Animalcules. Bd. I und II. London.

— 1889: do. Supplement.

Jennings, 1896—97: The early development of Asplanchna Herrickii de Guerne. Bulletin of the Museum of comparative Zoologie. Vol. XXX. Cambridge.

Joseph, G., 1879: Zur Kenntnis der in der Krainer Tropfsteingruppe heimischen Rädertiere. Zool. Anz. II. Jahrg.

Korschelt, E., 1889: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere.

— 1913: Ei und Eibildung. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. III.

— 1924: Lebensdauer, Alter und Tod. Jena.

Korschelt und Heider, 1902: Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. 1. u. 2. Lieferung. Jena.

Lange, A., 1913—14: Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere. Internat. Revue d. ges. Hydrobiolog. Bd. VI.

Lauterborn, R., 1898: Über die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rädertiere. Biol. Centralbl. Bd. XVIII.

— 1913: Rotatoria. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. VIII.

Lenssen, 1898: Contribution à l'étude du développement et le maturation des œufs chez l'Hydatina senta. La Cellule XIV.

Leydig, F., Über den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI.

Ludwig, H., 1874: Über Eibildung im Tierreich. Verhandlung d. phys. medic. Ges. Bd. VII.

Marinelli, W., 1925: Untersuchungen über die Eizellen von Brachionus pala. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXXV.

Martini, E., 1912: Über die Konstanz histologischer Elemente bei Rädertieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. H. 3/4.

— 1914: Einige Bemerkungen über die Organisation von Hydatina senta. Zool. Anz. Bd. XLIV.

— 1925: Über die Präparation von Rädertieren in toto. Internat. Revue d. ges. Hydrobiolog. Bd. XII. Heft 1 u. 2.

Masius, J., 1890: Contribution à l'étude des rotateurs. Arch. de Biologie. T. 10.

Maupas, M., 1889: Sur la multiplication agame de quelques metazoaires inférieurs. Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie de science. T. CIX.

— 1890a: Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta. Ibid. T. CXI.

— 1890b: Sur la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. Ibid. T. CXI.

— 1891: Sur la déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Ibid. T. CXIII.

Montgomery, Th. H., 1903: On the morphologie of the Rotat. family Floscularidae. Phildelphia.

Mrázek, Al.: 1897, Zur Embryonalentwicklung der Gattung Asplanchna. Sitzungsber. d. königl. böhmischen Ges. d. Naturwiss.

Nachtwey, R., 1925: Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von Asplanchna priodonta. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXXVI.

Noyes, B., 1922: Life-history of a Rotifer reproducing parthenogenetically (Proales decipiens). Journ. of exper. Zoolog. Bd. XXXV.

Nussbaum, M., 1897: Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Arch. f. micr. Anat. Bd. XLIX.

Plate, L., 1884: Zur Kenntnis der Rotatorien. Zool. Anz. Bd. VII.

— 1886, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX.

— 1890: Über die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX.

— 1891: Die Rädertiere (aus Zacharias: Tier und Pflanzenwelt des Süßwassers).

Rousselet, Ch.-F., 1902: The genus Synchaeta, a monographic study ... Journ. Roy. micr. Soc.

Sachse, R., 1912: Beiträge zur Biologie der Rädertiere. Dissertation Leipzig (oder unter Dieffenbach und Sachse, Beiträge zur Biologie der Rädertiere. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie. Biol. Supplemente III, 2. 1912).

Schmidt, O., 1846: Versuch einer Darstellung der Organisation der Rädertiere. Archiv f. Naturgeschichte.

Shull, A. F., 1910: Studies in the life -cycle of Hydatina senta. I. The Journal of exp. Zool. Vol. VIII. No. 3.

— 1912: Studies in the life cycle of Hydatina senta III. Ibid. Vol. XII.

Spemann, F. W., 1924: Über Lebensdauer, Altern und andere Fragen der Rotatorien-Biologie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXXIII.

Storch, O., 1924: Die Eizellen der heterogenen Rädertiere. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XLV.

Tauson, A., 1924: Die Reifungsprozesse der parthenogenetischen Eier von Asplanchna intermedia. Zeitschr. f. Zell. u. Gew.-L. Bd. I.

Tessin, G., 1886: Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.

Voigt, M., 1904: Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. Forschungsber. der biolog. Stat. Plön. XI.

Weber, E. F., 1888: Notes sur quelques Rotateurs des environs de Genève. Arch. de Biol. VIII.

— 1898: Faune Rotatorienne du bassin de Léman. Revue Suisse de Zoologie.

Wesenberg-Lund, 1898: Über die dänischen Rotiferen und über die Fortpflanzungsverhältnisse der Rotiferen. Zool. Anz. Bd. XXI.

— 1904: Studier över de danske Soërs Plankton. Dansk Ferskvands-Biologisk Laboratorium op. 5. Köbenhavn.

— 1923: Contribution to the Biologie of the Rotifera. I. Males. Mém. de l'Académie roy. des Sciences et des Lettres de Danmark.

Weise, 1862: Zur Oologie der Rädertiere. Mém. de l'Académie de St. Petersburg. VII. Sér. T. IV. No. 8.

— 1865: do. Ibid. VIII. Sér.

Whitney, D. D., 1907: Determination of sex in Hydatina senta. Journ. of exper. Zool. Vol. V.

— 1909: Observation on the maturation stages of the parthenogenetic and sexual eggs of Hydatina senta. Ibid. Vol. VI.

Wierczeyski, A., 1893: Atrochus tentaculatus, ein Rädertier ohne Räderorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV.

— und Zacharias, O., 1893: Neue Rotatorien des Süßwassers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI.

Zacharias, 1885: Über Fortpflanzung und Entwicklung von Rotifer vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.

— 1901a: Flottierende Synchaeten-Eier. Biol. Centralbl. Bd. XXI.

— 1901b: Über die im Süßwasser vorkommenden Synchaeten. Ibid.

Zelinka, C., 1886: Studien über Rädertiere. I. Über Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem Genus Callidina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.

— 1892: Studien über Rädertiere. III. Zur Entwicklungsgeschichte nebst Bemerkungen über Anatomie und Biologie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII.

— 1907: Die Rotatorien der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. II.

Figurenerklärung.

Sämtliche Abbildungen, bei welchen nichts anderes vermerkt ist, sind nach 5 μ dicken mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbten Schnitten in Höhe des Arbeitstisches mit Ok. 4, Immers. $^1/_{12}$ entworfen (Vergr. etwa 1500 mal) und nachträglich auf $^4/_5$ verkleinert worden. Für sie gelten folgende Abkürzungen:

A, Ausführgang der Magendrüse.
Dttst., Dotterstock.
D-Ei, Dauerei.
E, Excretionsgefäße.
Ed, Enddarm.
F, gespeichertes Fett in den Magenzellen.
Ft, Fettropfen.
k.Bl., kontraktile Blase.
Kdttst, Keimdotterstock
Kk, Kernkappen.
M, Muskeln.
Ma, Magen.
Mx, Kauapparat.
N, Kern (*N'*, Kern der Magendrüse).
Nk, Nährkanal, zapfenförmige Verbindung zwischen Ei und Dotterstock.
Oes, Oesophagus.
Ov, Ovarium.
Rk, Richtungskörper.
S, Secretkörnchen.
S-Ei, Subitanei (♀).
V, Verdauungseinschlüsse der Magenzellen.
Wz, wimpertragende Magenzellen.
Z, Matrixzellen der Oesophagus- und Magenmuskeln.
♂-Ei, männliches Subitanei.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Alle Abbildungen sind etwa 1500 mal vergrößert (Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$).

Abb. 1—5. *Asplanchna priodonta.*

Abb. 1a—g. Entwicklungsserie des Kernes eines amiktischen Eies bis vor Ausbildung der Richtungsspindel.

Abb. 2. Spiremstadium eines Dauereikernes.

Abb. 3. Richtungsspindel eines amiktischen Eies.

Abb. 4. Amiktisches Ei unmittelbar nach der Abschnürung des Richtungskörpers (*Rk*).

Abb. 5. Erste Furchungsspindel eines amiktischen Eies.

Abb. 6 und 7. *Euchlanis triquetra.*

Abb. 6a—d. Entwicklungsserie des Kernes eines amiktischen Eies.

Abb. 7a und b. Kerne miktischer Eier mit ausgebildeten Chromosomen.

Abb. 8 und 9. *Synchaeta pectinata.*

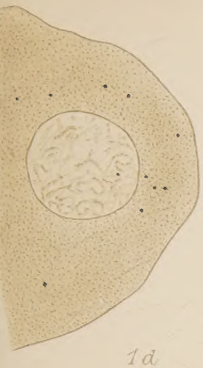
Abb. 8a—e. Entwicklungsserie des Kernes eines amiktischen Eies.

Abb. 9a und b. Kerne miktischer Eier mit ausgebildeten Chromosomen.

Lebenslauf.

Ich, Martin Fritz Rudolf Lehmensick, bin am 8. Juli 1899 als Sohn des Studienrats Prof. Fritz L. zu Jena i. Thür. geboren. Nach Absolvierung des Real-Reform-Gymnasiums (Drei-König-Schule zu Dresden) wurde ich im März 1918 zum Heeresdienste eingezogen. Aus dem Felde zurückgekehrt, begann ich 1919 das Studium. Ich besuchte die Universitäten in Jena, Berlin, Marburg und Freiburg. 1924 kehrte ich nach Marburg zurück und promovierte dort am 16. Dezember 1925 in Zoologie, mit Botanik und Chemie als Nebenfächern.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

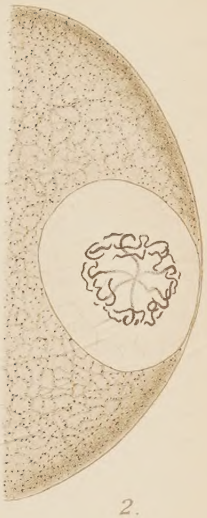


1d

1e

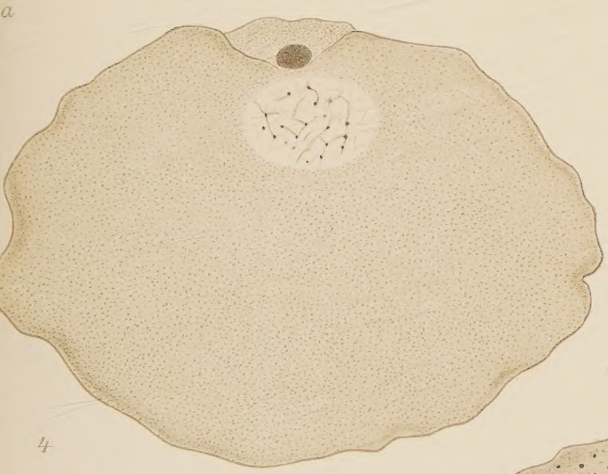
1f.

1g



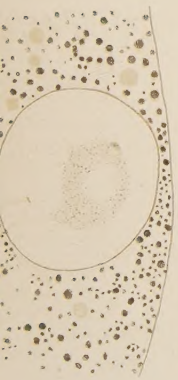
2.

a



4

9b



6d

5

...ft m.b.H. Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.